N° d'ordre

67

Année scolaire
1952-1953

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean EYMÉ

CHEF DE TRAVAUX A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

1re Thèse. — RECHERCHES CYTOLOGIQUES SUR LES MOUSSES.

2e Thèse. — PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 3 Novembre 1953, devant la Commission d'examen.

Président ..... M. DANGEARD, professeur.

Examinateurs... MM. DAVID, professeur.
MALVESIN-FABRE, maître de conférences

BORDEAUX
IMPRIMERIE E. DROUILLARD
3, PLACE DE LA VICTOIRE, 3

1954

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543913_0063

N° d'ordre

67

Année scolaire
1952-1953

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean EYMÉ

CHEF DE TRAVAUX A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

1re Thèse. — RECHERCHES CYTOLOGIQUES SUR LES MOUSSES.

2e Thèse. — PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 3 Novembre 1953, devant la Commission d'examen.

Président ..... M. DANGEARD, professeur.

Examinateurs... MM. DAVID, professeur.
MALVESIN-FABRE, maître de conférences

BORDEAUX
IMPRIMERIE E. DROUILLARD
3, PLACE DE LA VICTOIRE, 3

1954

UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

FACULTÉ DES SCIENCES

MM.

Doyen ..... BRUS

Doyens honoraires..

PADÉ ..... Recteur honoraire de l'Académie d'Aix.
PICART ..... Membre de l'Institut.
DUPONT ..... Directeur de l'Ecole Normale supérieure.
CHAINE
MERCIER

Professeurs honoraires .....

PADÉ ..... Recteur honoraire de l'Académie d'Aix.
BOUNHIOL
DEVAUX ..... Membre de l'Institut.
DUPONT ..... Directeur de l'Ecole Normale supérieure.
PICART ..... Membre de l'Institut.
DAURE ..... Recteur de l'Académie de Caen.
CHAINE
KASTLER ..... Professeur à la Sorbonne.
QUELET..... Professeur à la Sorbonne.

Professeurs .....

MERCIER..... Radio-électricité.
MILLOUX..... Calcul infinitésimal.
DANGEARD..... Botanique.
GÉNEVOIS..... Chimie biologique et Physiologie végétale.
CAU..... Physique expérimentale.
BRUS..... Chimie.
AVEL..... Zoologie et Physiologie animale.
ROUSSET..... Physique générale.
ROGER..... Mécanique rationnelle.
WEILL..... Anatomie comparée et Embryogénie.
SERVANT..... Physique.
DUFRESNOY..... Mathématiques générales.
BOUNHIOL..... Biologie animale.
PISOT..... Calcul des probabilités.
DAVID..... Biologie végétale.
GAY..... Minéralogie.
SCHOELLER..... Géologie.
CALAS..... Chimie organique.
ALLARD..... Chimie.
GUIZONNIER..... Physique.
LAMARE..... Géologie.
COLMEZ..... Mathématiques.
PATY..... Chimie.
PACAULT..... Chimie minérale et Chimie physique.
CAMBAR..... Biologie générale.
M^lle^ JOSIEN..... Chimie minérale.
RIBEREAU-GAYON Œnologie et Chimie agricole.

Maîtres de conférences honoraires.

ARRIVAUT
DE PUYMALY

Maîtres de conférences .....

MALVESIN-FABRE. Botanique.
VIGNEAUX..... Géologie.

Secrétaire principal. ARTIGUELONG

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

RECHERCHES CYTOLOGIQUES SUR LES MOUSSES

RECHERCHES CYTOLOGIQUES SUR LES MOUSSES

INTRODUCTION

Au cours des cinquante dernières années, les Bryophytes ont fait l'objet d'un grand nombre de recherches cytologiques auxquelles sont attachés les noms d'éminents Botanistes. Indépendamment du domaine de la cytogénétique, ces végétaux ont constitué d'excellents matériaux aussi favorables à l'étude du noyau qu'à celle du cytoplasme et de ses inclusions. L'abondance des espèces, l'évolution assez rapide de leur cycle évolutif et la facilité avec laquelle on peut observer leurs différents organes expliquent l'attrait qu'ils ont exercé sur les Botanistes.

Il n'est point cependant de problème — en cytologie peut-être plus qu'ailleurs — qui soit définitivement élucidé. C'est le cas pour les Mousses et les Hépatiques au sujet desquelles bien des questions de morphologie cellulaire restent à l'ordre du jour. Depuis fort longtemps, par exemple, la structure granulaire des plastes de ces végétaux est bien connue grâce aux travaux de A. Meyer, Mc Allister, Heitz, Weier, Doutreligne, etc. Or, des chercheurs actuels font à nouveau appel aux matériaux classiques qu'offrent les Bryophytes; la structure du plaste d'*Anthoceros,* déjà beaucoup étudiée, fait à nouveau l'objet d'hypothèses intéressantes.

En ce qui concerne l'étude des phénomènes de reproduction, de nombreux travaux ont vu le jour. Les publications de Ikeno, Scherrer, Wilson, Sapehin, Allen, Weier... à l'étranger, de Guignard, P. A. Dangeard, Motte, Chalaud, Gavaudan, en France, firent connaître l'évolution cytologique

des tissus sporogène ou spermatogène. La continuité génétique des plastes dans tout le cycle évolutif des Bryophytes semblait résulter des observations anciennes de Sapehin et de Scherrer.

Il paraît opportun de rappeler ici que ce sont ces observations (ainsi que d'analogues effectuées sur les Algues) qui conduisirent P. A. Dangeard à penser que plastes et mitochondries évoluent séparément dans l'ensemble des cellules végétales. Mais les transformations morphologiques des plastes et des mitochondries dans les cellules reproductrices donnèrent lieu par la suite à des interprétations opposées. A côté d'un ensemble de faits solidement établis, de nombreuses données restaient imprécises et sujettes à controverses.

La contribution à l'étude cytologique de quelques Muscinées que nous avons précédemment publiée, représentait le résumé de nos premiers travaux de cytologie sur les Mousses. L'expérience que nous avions acquise du matériel nous encourageait à approfondir et à étendre cette étude. Les résultats que nous avions obtenus sur les cellules végétatives nous incitaient à aborder l'étude de la sporogénèse et de la gamétogénèse. Les difficultés que nous avons rencontrées, dues à la complexité et à la fragilité des tissus reproducteurs, nous firent comprendre pourquoi les opinions des auteurs furent souvent divergentes.

Au moment de réunir les matériaux que nous avons recueillis, le plan de notre travail s'est en somme imposé de lui-même. Il nous a paru indispensable de rassembler dans une première partie nos observations relatives au Plastidome des cellules végétatives. Les modifications de structure de cet appareil dans les cellules sporogènes ou spermatogènes sont telles qu'il est nécessaire de préciser sa constitution avant toute transformation. Nous avons eu ainsi l'occasion de faire une mise au point bibliographique des travaux ayant trait aux plastes des Mousses.

Dans la deuxième partie de notre travail, nous avons suivi l'évolution des plastes dans les cellules sporogènes. Nos recherches, dans ce domaine, ont abouti à prouver l'individualité constante du plastidome dans toutes les cellules sporophytiques des Mousses. Ces conclusions avaient déjà été soutenues autrefois, mais semblaient battues en brèche par des

travaux plus récents. En même temps, nous avons suivi l'évolution du chondriome, du vacuome et des inclusions lipoïdiques dans les différents tissus de la capsule.

La dernière partie de notre travail a été consacrée à l'étude de la spermatogénèse. Nous avons souligné la similitude d'évolution des premières cellules spermatogènes avec celle des cellules sporogènes. Notre attention fut retenue par les importantes modifications de structure dont les spermatides sont le siège. Partant d'un ensemble d'observations sur l'anthéridie chez trois espèces de Mousses, nous avons esquissé un schéma général du déroulement de la spermatogénèse. Nous avons précisé l'évolution des plastes, du noyau et du vacuome de la spermatide. Nous avons recherché l'origine des cinétosomes et suivi le développement de l'appareil flagellaire de l'anthérozoïde. Les comparaisons entre nos résultats et les données acquises en Protistologie ne manqueront pas, dans l'avenir, d'être fécondes et de nous éclairer sur des structures encore non élucidées.

On a reproché aux cytologistes d'étudier le plus souvent dans leurs préparations des cellules mortes, au protoplasme coagulé. Il est évident que la méthode des fixations, suivies de coloration, est critiquable et présente de sérieux inconvénients. Il faut reconnaître que de nombreuses structures artificielles peuvent apparaître dans les cellules après ces traitements. Les cellules sporogènes et spermatogènes des Muscinées sont sujettes à ces modifications qui furent souvent la cause d'interprétations divergentes. C'est pourquoi nous avons toujours eu, au cours de nos recherches, le souci d'utiliser des techniques variées et adaptées à chaque tissu. Si nous avons largement fait appel aux procédés habituels de l'histologie, nous avons pratiqué le plus souvent possible l'observation vitale, contrôlant soigneusement les résultats des différentes méthodes utilisées.

Cette thèse n'aurait pas vu le jour si nous n'avions été constamment soutenu par la bienveillance et les encouragements de M. le Professeur Dangeard. Il sut en maintes circonstances nous témoigner une confiance dont nous nous sentons particulièrement honoré. Au cours de nos conversations quotidiennes au laboratoire, il nous suggéra de multiples

observations et nous fit toujours bénéficier de son expérience. Nous le remercions profondément de l'intérêt qu'il nous porta sans cesse et de tout ce qu'il a fait pour nous.

Nous ne pouvons oublier combien furent précieux pour nous les conseils dont nous entoura M. le Professeur David. C'est un bien agréable devoir de lui témoigner ici notre reconnaissance respectueuse.

Nous sommes redevable à M. le Professeur Malvesin-Fabre de notre formation de botaniste. Il fut à l'origine de notre carrière universitaire et nous témoigna toujours une amicale sollicitude au cours des années où nous avons travaillé côte à côte au laboratoire de botanique. Nous lui exprimons nos sentiments de profonde gratitude et notre sincère attachement.

Nous avons eu bien souvent des échanges de vue profitables avec nos camarades de la Faculté des Sciences de Bordeaux : Séchet, Parriaud, Quilichini, M^lle^ Barreau. Nous les remercions pour toutes les idées qu'ils nous ont suggérées. Nos remerciements vont également à notre ami de Puytorac qui nous fit profiter bien des fois de ses conseils.

PREMIÈRE PARTIE

LES PLASTES DES CELLULES VÉGÉTATIVES DES MOUSSES

LES PLASTES DES CELLULES VÉGÉTATIVES DES MOUSSES

Les données concernant la structure intime des plastes sont sûrement moins spectaculaires que les résultats fournis par l'étude du noyau cellulaire dont l'importance s'est révélée capitale dans les phénomènes de l'hérédité. Leur petite taille, leur constitution apparemment plus simple, leur bipartition moins compliquée que la division nucléaire sont vraisemblablement la cause du faible nombre de travaux qui leur furent consacrés. Mais après avoir été délaissés pendant une assez longue période, les plastes, aujourd'hui, sont à nouveau l'objet de recherches approfondies tant de la part des cytologistes (*cf.* en particulier : Weier [1938], Weier et Stocking [1952] et W. Straus [1953]) que des physiologistes (*cf.* Rabinovitch [1952]).

L'intérêt que présente l'étude des plastes est, en effet, considérable; le problème de la photosynthèse qui a lieu précisément à leur niveau, n'est-il pas d'une importance capitale en Biologie ? L'étude précise de leur structure intime peut contribuer à une meilleure compréhension des phénomènes de synthèse. L'intérêt cytologique proprement dit doit aussi être pris en considération. Les plastes, en effet, présentent dans les divers groupes de végétaux des différences non négligeables de structure. Il est important d'en connaître les variations.

Les cytologistes ont souvent fait appel aux Bryophytes pour l'examen du Plastidome. Leurs différents organes, et surtout leurs feuilles extrêmement minces, le plus souvent constituées par une simple couche de cellules, représentent un matériel de choix pour des examens minutieux. Ainsi, les plastes des Muscinées ont-ils été bien des fois étudiés depuis que Schimper (1885) publia son ouvrage fondamental sur les plastes

des végétaux. Dans notre introduction, nous avons fait allusion à l'importante question de la permanence des plastes durant tout le cycle végétatif des Bryophytes, et à leur évolution indépendante de celle des mitochondries. Dans les chapitres ultérieurs, nous reviendrons longuement sur les modifications subies par le plastidome dans les cellules sporogènes ou spermatogènes des Mousses. Par contre, nous passerons brièvement sur la question de la permanence des plastes dans les cellules apicales des tiges. A la suite des observations de certains auteurs, il paraissait possible, en effet, que les plastes fassent défaut dans ces cellules. Nous avons montré par ailleurs (P. Dangeard et J. Eymé [1946], J. Eymé [1947] qu'ils y persistent, mais en subissant de telles modifications de structure qu'ils peuvent passer inaperçus après fixation et coloration. L'objet de ce présent chapitre sera donc essentiellement une étude de la morphologie et de la structure des plastes des cellules végétatives de différents organes appartenant à plusieurs espèces de Mousses.

I. — LES CHLOROPLASTES, ÉLÉMENTS PERMANENTS DES CELLULES VÉGÉTATIVES

Les plastes d'une cellule foliaire de *Mnium undulatum* ou de *Catharinea undulata* ne peuvent être confondus avec aucune autre inclusion cellulaire. La pigmentation des chloroplastes est également conservée à l'intérieur des tiges. D'une manière générale, si un organe quelconque possède une teinte verte moins intense, c'est le fait d'une moins grande abondance des chloroplastes dans ses cellules plutôt que d'une raréfaction de la chlorophylle sur chacun d'eux. Ainsi, dans une feuille peu chlorophyllienne (feuille adulte de *Hookeria lucens* ou feuille juvénile de *Mnium),* les chloroplastes de faible taille sont relativement peu nombreux et n'occupent dans le cytoplasme pariétal qu'une infime partie de la surface des membranes. Chez *Fontinalis antipyretica* (pl. I, fig. 1), au contraire, les plastes ont une répartition très dense; leur abondance dans la couche cytoplasmique des feuilles est responsable de la teinte foncée de ces organes.

Il faut souligner, d'autre part, l'absence complète de leucoplastes chez les Mousses, même dans des organes apparemment décolorés. C'est le cas, par exemple, des tissus de certaines tiges *(Funaria)* ou des pseudopodes des capsules de Sphaignes *(Sphagnum cymbifolium)*, dans lesquels les plastes sont peu abondants mais restent cependant chlorophylliens. Dans les cellules apicales des tiges de *Catharinea undulata, Dicranum scoparium, Sphagnum cymbifolium,* dont nous avons repris récemment l'étude *in vivo,* les plastes possèdent un reflet chlorophyllien incontestable. Ce sont des éléments généralement ovoïdes dont il est malaisé de saisir le contour exact; ils sont très fragiles, très sensibles aux altérations de la cellule et n'ont pas de structure discernable ni d'amidon. Schimper, à la suite d'observations de divers *Sphagnum,* a mentionné l'existence de leucoplastes dans la cellule apicale de ces espèces. Il est probable qu'il s'adressa à des tiges momentanément privées de chlorophylle dans leur région terminale, en raison de conditions externes défavorables. L'extrémité des tiges de *Sphagnum cymbifolium* (pl. I, fig. 13) que nous avons examinées n'a jamais montré cette variation. La présence de la chlorophylle est donc très générale dans toutes les cellules végétatives du gamétophyte.

II. — MORPHOLOGIE — TAILLE — BIPARTITION

Dans les cellules apicales des tiges et dans les tissus voisins, les plastes sont généralement globuleux-ovoïdes. Dans les feuilles, ils présentent le plus souvent une morphologie lenticulaire. C'est le cas, par exemple, des plastes foliaires de *Mnium undulatum* ou de *Catharinea undulata.* Vus de face, ils présentent un contour circulaire; leur diamètre atteint 7 à 10 μ. Dans d'autres espèces *(Hookeria,* divers *Hypnum)*, il peut s'abaisser à 4 ou 5 μ. De profil, ils ont l'aspect de fuseaux d'épaisseur variable (1 à 2 μ). Chez *Fontinalis* (pl. I, fig. 1 à 5), les plastes sont en général plus allongés, ils ont la forme d'une ellipse, parfois d'un triangle dont le grand axe atteint 12 à 15 μ.

L'examen d'un grand nombre de cellules montre que le plaste est un élément doué d'une certaine malléabilité. Chez

les *Mnium* (pl. I, fig. 6 à 8), son contour peut être irrégulier et présenter des indentations plus ou moins accentuées. Les formes les plus éloignées de l'aspect discoïde que nous venons de décrire sont certainement celles des plastes appartenant aux cellules des feuilles périchétiales de *Sphagnum cymbifolium* (pl. I, fig. 14 à 17). Ces feuilles, généralement privées de hyalocystes, possèdent des plastes dont le *stroma* est étiré suivant le sens des trabécules cytoplasmiques qui parcourent la grande vacuole centrale. Leur forme aberrante rappelle celle des chromatophores de certaines Chlorophycées. Il faut également mentionner ici l'aspect caractéristique des plastes de certaines cellules de poils foliaires en forme de paraphyses, observés par P. Dangeard (1925) chez *Polytrichum formosum*. Cet auteur décrivit, dans ces organes, des plastes allongés, en forme de filaments, ou « mitoplastes ». Nous les avons observés nous-même et avons pu constater qu'ils dérivent par étirement de plastes oblongs analogues à ceux contenus dans les cellules basales de ces poils (pl. I, fig. 26). Leur ténuité empêche vraisemblablement de discerner la chlorophylle à leur niveau. Très voisins de ceux-ci, apparaissent les plastes de *Catharinea undulata* [1], toujours disposés parallèlement au plus grand axe des cellules. On ne peut parler ici de mitoplastes typiques, mais comme les précédents, ils sont très étirés et faiblement chlorophylliens (pl. I, fig. 25).

Les plastes se multiplient par simple bipartition. Au cours de l'examen *in vivo* d'une extrémité de filament protonémique, on voit certains d'entre eux s'allonger. Il apparaît ensuite en leur milieu un étranglement qui s'étire en s'amincissant. Le plaste présente alors l'allure caractéristique d'un sablier ou d'une haltère. L'étirement continuant, la bipartition s'achève; deux plastes fils naissent donc à partir d'un plaste préexistant. L'accroissement de taille constaté avant l'amorce de la bipartition, se poursuit pendant l'étirement de la région moyenne, si bien que les plastes fils, sitôt individualisés, présentent une taille sensiblement équivalente à celle du plaste initial. Nous avons pu observer, en assez grand nombre, les différents stades de ce processus pour pouvoir en recons-

(1) Les cellules de paraphyses de *Catharinea undulata* sont intéressantes par ailleurs. Elles montrent la délamination de la membrane et le déchirement des couches les plus externes sous l'effet de l'accroissement longitudinal de chaque cellule.

tituer le déroulement. Mais nous n'avons pu suivre sous le microscope l'intégralité continue du phénomène. Cependant, il est vraisemblable que sa durée ne doit pas excéder vingt-quatre heures et qu'il s'effectue de préférence la nuit que le jour.

Dans les feuilles adultes de certaines espèces *(Funaria, Catharinea)*, de très nombreux plastes se disposent parallèlement à la surface interne des membranes cellulaires. Ils constituent ainsi à la cellule un revêtement chlorophyllien presque complet. Chacun d'eux subit de ce fait une déformation de son contour. Mais, de plus, ils présentent fréquemment des formes en haltère qui ne semblent pas devoir être suivies de bipartitions. Lorsque les plastes occupent le maximum de surface foliaire, les divisions déjà amorcées sont inhibées. Dans ces conditions, ces figures persistent inchangées pendant toute la vie de l'organe.

III. — STRUCTURE GRANULAIRE

La plupart des plastes foliaires présentent une constitution hétérogène que de nombreux auteurs ont mis en évidence, aussi bien chez les Bryophytes que chez diverses plantes vasculaires. Les plastes des Mousses apparaissent constitués comme des masses chlorophylliennes dont la surface porte de très nombreuses granulations désignées sous le nom de *grana* (A. Meyer [1883]). L'aspect granulaire de ces plastes ne peut être attribué à des altérations dues au montage. En prenant toutes les précautions désirables, on les observe dans des cellules parfaitement vivantes *(cf.* les nombreux exemples des pl. I et II).

Tout comme l'ensemble du plaste, les *grana* apparaissent chlorophylliens. On aperçoit distinctement ceux qui sont situés le plus à l'extérieur du plaste et qui semblent indépendants des couches profondes. L'observation vitale laisserait donc supposer que les *grana* sont situés au-dessus d'un *stroma* interne, comme l'indiquent les descriptions de certains plastes de végétaux supérieurs (Beauverie, Jungers et Doutreligne). L'examen, après fixation et coloration, de plastes de *Catharinea, Funaria,* etc., permet d'affirmer que la masse interne

de chacun d'eux n'est pas homogène, mais qu'elle est elle-même constituée de *grana*, que leur réfringence ne permettait pas de distinguer *in vivo*. C'est à cette opinion que se rallient Heitz (1936), Weier (1936), P. Dangeard (1951), après de nombreuses observations portant sur des matériaux variés.

Chez les Mousses, la forme et la taille des *grana* sont soumises à certaines variations. Dans beaucoup de cas, ils sont sensiblement sphériques et possèdent un diamètre compris entre 0,5 et 1 μ. Chez une même espèce, leur taille varie d'ailleurs sans qu'on puisse connaître la cause exacte de cette variation; c'est ainsi que certains plastes présentent des granulations à la limite de la visibilité et dont on ne saurait apprécier le diamètre *(Hookeria)* (pl. I, fig. 29). Dans d'autres cas, les *grana* sont légèrement étirés et ressemblent à de petites navettes; ceci peut s'observer sur des plastes dont le contour est circulaire *(Mnium undulatum)* ou, au contraire, sur des plastes allongés *(Fontinalis)* (pl. I, fig. 5 et 8). Le passage de la forme sphérique à celle de fuseau peut d'ailleurs s'effectuer chez le même individu, en relation avec certaines conditions physiologiques. Ces faits sont en contradiction avec l'opinion de Heitz (1937) qui considère les *grana* comme des plaquettes discoïdes dont la forme est constante dans l'ensemble du végétal. (La possibilité d'un changement de forme pour les *grana* s'explique si l'on tient compte de la structure fibrillaire du plaste, structure dont nous parlerons plus loin.) Les *grana* fusiformes ne doivent pas être confondus avec certains grains d'amidon de taille et d'aspect analogues, tels ceux qui peuvent être observés dans les cellules du protonéma pérennant de *Pogonatum aloides* (pl. I, fig. 11 et 12). L'action de l'iode, qui teint en noir franc les grains d'amidon, permet de discriminer sûrement les deux formations.

L'existence de la structure granulaire des plastes est très générale dans l'ensemble des Muscinées. Nous l'avons observée sur des espèces très éloignées les unes des autres dans la classification. Elle est indépendante des conditions écologiques auxquelles sont soumises ces plantes. C'est ainsi que nous avons noté des *grana* dans les plastes de *Fissidens* (pl. I, fig. 27), *Grimmia* (pl. I, fig. 30), *Fontinalis, Hookeria, Pseudoscleropodium purum* (pl. II, fig. 47 et 48), *Buxbaumia indu-*

siata (pl. II, fig. 29) (spores), etc. qui croissent dans des stations très variées. Les plastes des organes reproducteurs, subissant une évolution particulière, ne présentent généralement pas de structure granulaire (voir les chapitres consacrés à la sporogénèse et à la spermatogénèse). Après les transformations subies dans le tissu archésporial, les plastes de la jeune spore présentent à nouveau des *grana*. On les met en évidence dans le protonéma, dans les feuilles où nous les avons décrits, dans l'enveloppe chlorophyllienne de l'anthéridie, dans les cellules du col de l'archégone, etc. Les mitoplastes des poils foliaires de *Polytrichum* portent des granules alignés en une seule file qui contribuent à donner à ces éléments l'aspect de cordons moniliformes (pl. I, fig. 26). Ce sont de minuscules grains d'amidon que l'on ne doit pas confondre avec les *grana*.

Il faut maintenant mentionner, à titre d'exceptions, des plastes dépourvus de *grana*. Dans les régions voisines du sommet de la tige, où les cellules sont soumises à une intense multiplication, les plastes apparaissent homogènes. Dans la cellule apicale elle-même, nous n'avons jamais mis en évidence de *grana*, ni d'amidon, dans les chloroplastes. Il est évident qu'il y a un rapport étroit entre l'absence de structure et le rythme accéléré des divisions auxquelles sont soumis les plastes dans ces tissus. Nous ne pouvons pas donner une explication satisfaisante de ce phénomène, car nous connaissons mal la constitution et le mode d'accroissement d'un plaste après une bipartition. Son homogénéité apparente, ainsi que la fragilité présentée vis-à-vis des fixateurs, sont uniquement l'indice d'une constitution juvénile, différente de celle du plaste adulte (voir plus loin).

Dans certaines cellules adultes, la structure granulaire disparaît lorsque l'amidon s'accumule en grande abondance à l'intérieur des plastes. Les *grana* subsistent en effet autour des premiers grains d'amidon. Lorsque les enclaves amylacées occupent la plus grande partie du *stroma* et distendent légèrement le plaste, la pellicule plastidaire amincie servant d'enveloppe à l'amidon apparaît homogène. Ceci peut être observé dans les cellules foliaires de nombreuses espèces et plus particulièrement au niveau des plastes volumineux du

parenchyme de la capsule des Mousses (Ex. : *Funaria*, pl. I, fig. 18 à 23; *Eurhynchium striatum*, pl. VI, fig. 8, 10 et 13).

IV. — PLASTES ET AMIDON

La considération des rapports entre l'amidon et la structure des plastes nous amène à donner quelques précisions sur la présence de l'amidon chez les Mousses. La polymérisation des glucides sous forme d'amidon peut avoir lieu dans tous les tissus du gamétophyte ou du sporophyte. L'amidon ainsi constitué se colore en noir par l'eau iodée. Nous avons obtenu rarement la coloration brun-rouge correspondant vraisemblablement à « l'amidon transitoire » des végétaux vasculaires (*cf.* Sporogénèse).

Dans la plupart des cas, l'amidon apparaît sous forme d'inclusions lenticulaires dont le nombre et la disposition varient pour chaque espèce. C'est ainsi que les plastes foliaires de *Mnium undulatum* présentent une ou deux inclusions qui, de profil, ont la forme de fuseaux allongés. Elles sont situées dans la profondeur du plaste et sont recouvertes de *grana*. Dans d'autres cas, les inclusions d'amidon, de volume plus restreint, sont en nombre plus important; elles sont distribuées très régulièrement dans toute la masse du plaste qui, à ce moment, ne montre plus de *grana* (*Pogonatum*, pl. I, fig. 9). Chez *Fontinalis*, l'amidon est principalement localisé dans la région centrale de chaque plaste : trois à six granulations lenticulaires sont alignées suivant sa plus grande dimension (pl. I, fig. 1).

Nous avons signalé que, dans certains tissus, l'amidon accumulé occupe la presque totalité du volume du plaste. La pellicule stromatique enveloppante reste chlorophyllienne mais totalement dépourvue de structure. L'amidon est localisé dans de volumineux alvéoles séparés par de minces cloisons stromatiques d'épaisseur uniforme et également dépourvues de structure (pl. I, fig. 18 à 23). En raison du tassement réciproque, chaque enclave d'amidon a la forme d'une amande plus ou moins déformée. Les parois alvéolaires sont sidérophiles et constituent en coupe optique un réseau de cloisons

anastomosées (cellules épidermiques de la capsule de *Catharinea,* pl. V). Signalons enfin que, plus rarement, l'amidon se présente sous forme d'une inclusion unique à l'intérieur du plaste dont elle occupe tout le volume (cellules de tiges, columelle de *Bryum capillare).*

V. — LES PLASTES APRÈS FIXATION

La morphologie des plastes n'est généralement pas altérée par les différents agents fixateurs. Les liquides contenant de l'acide acétique (Bouin-Hollande, Nawaschine, Flemming) ou les fixateurs mitochondriaux (Regaud, Benda-Meves) permettent d'observer les *grana.* L'alcool, l'eau formolée les conservent également et peuvent être utilisés sans coloration pour les mettre en évidence. Il est, par ailleurs, plus difficile de les colorer à l'hématoxyline dans les coupes histologiques. A ce point de vue, c'est après traitement par des fixateurs riches en acide acétique, ainsi que le fit remarquer pour la première fois P. Dangeard, que l'on obtient les meilleurs résultats. Après fixation Nawaschine ou Bouin-Hollande, par exemple, les *grana* apparaissent légèrement contractés, mais très sidérophiles.

Dans de nombreux cas, les *grana* sont isolés les uns des autres, en dehors des enclaves d'amidon; le stroma plastidaire apparaît donc mûriforme dans toute son étendue *(Mnium* par exemple). Mais parfois la fixation révèle en l'accentuant la disposition en file des *grana,* disposition que l'on peut soupçonner *in vivo.* C'est ainsi que de nombreux plastes foliaires de *Funaria* nous ont montré des *grana* alignés le long de fins trabécules, sidérophiles comme eux (pl. II, fig. 10 à 14). Ces éléments constituent sur des plastes vus en coupe des cordons moniliformes sensiblement parallèles, disposés côte à côte suivant des trajets courbes ou légèrement hélicoïdaux. Ils sont situés non seulement à la périphérie, mais également à l'intérieur du plaste. Ces observations permettent donc de supposer l'existence d'éléments filamenteux, normalement invisibles sur le vivant et porteurs de renflements granulaires. Nous allons voir maintenant que des altérations provoquées par divers agents sur des plastes vivants permettent de confirmer cette interprétation.

VI. — ALTÉRATIONS PATHOLOGIQUES DES PLASTES

Les observations que nous allons rapporter maintenant ont trait à des modifications de structure de plastes que nous avons pu reproduire à volonté en nous adressant à des portions de feuilles de quelques espèces de Mousses. Certaines de ces altérations rappellent celles qui furent observées par P. Dangeard (1941) sur les plastes des poils aériens de Cucurbitacées sous l'influence d'eau acétique faible. Nous avons appliqué la méthode utilisée par cet auteur en nous servant également d'eau distillée. Ces descriptions ne concernent que des plastes peu amylifères ou totalement dépourvus d'amidon.

A. — Apparition d'une structure fibrillaire

Sous l'effet de ces différents agents, les plastes qui présentent *in vivo* une structure granulaire subissent des altérations assez semblables. Un plaste de *Sphagnum cymbifolium* (pseudopode de la capsule) gonfle très légèrement sous l'action de l'eau distillée. Puis sa structure granulaire disparaît et, simultanément, des fibrilles allongées apparaissent dans sa masse. Ces éléments sont disposés parallèlement au plus grand axe du plaste et constituent une sorte d'écheveau dense. Les filaments les plus externes sont groupés superficiellement en fuseaux qui donnent à ces plastes un aspect grossièrement réticulé (pl. II, fig. 30 à 34). Des observations analogues avaient déjà été réalisées par Doutreligne (1935) qui avait constaté l'aspect ruminé de ces plastes « en noyau de pêche », sous l'effet d'une altération cellulaire.

Des modifications du même ordre ont été décelées sur des plastes foliaires de *Funaria*. Dans des cellules lésées ayant subi l'action de l'eau distillée ou de l'eau acétique à 1 p. 100, le plaste gonfle très légèrement. La structure granulaire s'estompe progressivement. De petites navettes allongées dans le même sens succèdent aux *grana* sphériques. Puis, insensiblement, le plaste présente une structure fibrillaire typique. A ce moment, les *grana* ont complètement disparu (pl. II, fig. 16 à 21). Tout se passe comme si le léger gonflement du plaste ainsi que la disparition des *grana* étaient dus à une

extension et à un écartement de fibrilles élémentaires présentes dans le plaste. La mise en évidence de ces fibrilles permet de se rendre compte qu'elles sont le support du pigment chlorophyllien.

B. — Vésiculisation des plastes

Le phénomène que nous venons de décrire constitue le premier temps des altérations provoquées sur le plaste. Il est fréquemment suivi de l'apparition d'une vésicule à un pôle du plaste (*Funaria*, pl. II, fig. 21). D'un côté, cette vésicule est limitée par le *stroma* fibrillaire qui reste chlorophyllien et, de l'autre, par une membrane extrêmement mince et incolore. La vacuole apparue a la forme d'une calotte de sphère. Une telle altération rappelle le phénomène de « vésiculisation » observé par divers auteurs sur des plastes qui subissent l'action de milieux hypotoniques ou de diverses substances diluées (Guilliermond [1919], Beauverie [1921, 1937], Kuster [1937], P. Dangeard [1941]). Parmi les Bryophytes, Biebl [1940] a décrit un phénomène analogue chez *Hookeria lucens;* nous avons nous-même mentionné cette altération dans les plastes de *Mnium punctatum* (1947). Les plastes foliaires de *Catharinea* se vacuolisent également sous l'action de l'eau acetifiée à 1 p. 1.000, mais nous n'avons pas observé sur cette espèce l'apparition de vésicules aussi importantes que chez *Funaria*. Un ou plusieurs intervalles incolores apparaissent en couronne à la périphérie du stroma chlorophyllien et sont limités comme dans les exemples précédents par une fine paroi incolore.

Les cellules de la paroi anthéridienne de *Sphagnum cymbifolium*, observées dans une solution aqueuse de rouge neutre, ont présenté un nouveau phénomène. Des vésicules colorés par le colorant vital apparaissent à la périphérie de certains plastes. Ces enclaves n'appartiennent pas au vacuome, constitué dans ces cellules d'une volumineuse vacuole centrale. Il semble plutôt qu'elles soient dues à un décollement d'une mince pellicule normalement appliquée au *stroma* chlorophyllien (pl. II, fig. 35 et 41). La possibilité d'entrée de l'eau à l'intérieur de ces vésicules n'est d'ailleurs pas suffisante pour expliquer l'accumulation de colorant. La présence de

colloïdes appartenant au plaste doit vraisemblablement être nécessaire pour permettre la coloration par le rouge neutre.

VII. — SYNTHÈSE ET DISCUSSION

A. — Structure granulaire

Le caractère essentiel des plastes appartenant aux cellules végétatives des Muscinées est de posséder généralement une structure granulaire. Les *grana* décrits pour la première fois par A. Meyer (1883) ne sont pas dus à une altération pathologique du plaste. Ils ne sont pas constitués uniquement de lipides dans lesquels la chlorophylle serait dissoute, comme le pensait Schimper; ils sont, en effet, conservés après passage de l'alcool absolu et des solvants habituels des corps gras. Ils ont vraisemblablement une nature protidique, comme le cytoplasme. Ils sont d'ailleurs conservés par les divers fixateurs et se colorent par l'hématoxyline. L'aspect mûriforme est constant chez les plastes des cellules adultes dépourvues ou presque d'amidon. Il n'est donc pas possible de faire à leur sujet la distinction classique entre *stroma* et *grana* puisque ces derniers constituent l'ensemble de la substance plastidaire. Par contre, nous avons distingué un *stroma* homogène (c'est-à-dire dépourvu de *grana)* autour des inclusions volumineuses d'amidon. Nous avons constaté dans ce cas que les cloisons anastomosées qui séparent les enclaves d'amidon sont également de même nature que la pellicule stromatique enveloppante.

De nombreuses observations nous permettent d'affirmer que la structure granulaire des plastes s'atténue, puis disparaît au cours de l'amylogenèse. Nous n'avons pas constaté le phénomène inverse, car l'amylolyse s'effectue très lentement, même sur des individus privés de lumière. Il n'y a d'ailleurs aucune difficulté à admettre que les *grana* réapparaissent lorsque l'amidon est digéré. De Rezende Pinto (1948) a observé ce phénomène sur des plastes d'*Anthoceros* conservés pendant un long séjour à l'obscurité.

La considération de ces résultats nous amène à faire quelques remarques au sujet de la localisation du pigment chlorophyllien à l'intérieur du plaste.

La chlorophylle persiste chez les Mousses à tous les stades de développement; elle imprègne aussi bien les plastes à *grana* volumineux que ceux qui présentent une structure finement ponctuée. Elle est présente dans la pellicule dépourvue de structure qui enveloppe l'amidon ou dans le *stroma* homogène des plastes juvéniles des tiges en voie de croissance. Nous verrons qu'elle persiste également dans les plastes foliacés des cellules sporogènes et spermatogènes. La présence de la chlorophylle est donc indépendante de la structure granulaire des plastes.

Il est intéressant de rapprocher ces données des conclusions émises par différents auteurs dont les travaux concernent surtout les plastes de Phanérogames. Heitz (1937), puis Jungers et Doutreligne (1941) pensent que le pigment chlorophyllien est réparti exclusivement dans les *grana* des chloroplastes. La présence indiscutable de la chlorophylle dans les *grana* d'amyloplastes de Pomme de terre en voie de verdissement est évidemment un argument convaincant. L'absence de *grana* dans les leucoplastes et l'existence de *grana* imprégnés de chlorophylle dans les parties vertes de certains amylochloroplastes ont été par ailleurs constatées par P. Dangeard.

Mais ces exemples n'excluent pas cependant la possibilité d'une localisation de la chlorophylle en dehors des *grana*. Ceci s'applique tout particulièrement aux Mousses chez qui nous avons noté la persistance du pigment chlorophyllien à tous les états de développement et en l'absence de toute structure plastidaire.

L'ensemble de ces faits appelle par ailleurs une autre remarque. On a constaté depuis fort longtemps que les Mousses conservaient leur chlorophylle malgré un séjour très prolongé à l'obscurité. L'adhérence des molécules de pigment au plaste paraît donc spéciale chez les Muscinées où il est intéressant par ailleurs de remarquer l'absence à peu près complète de leucoplastes. Le problème de la pigmentation chlorophyllienne paraît donc lié à celui de la constitution intime des plastes : c'est en effet chez les Muscinées que la chlorophylle est des plus stables, et que la structure granulaire est des plus constantes.

B. — Structure fibrillaire

Si l'existence d'une structure granulaire des plastes de Muscinées ne peut rencontrer d'objections, elle ne donne, à notre avis, qu'une idée incomplète de la constitution intime du plaste. D'autre part, elle est insuffisante pour expliquer les transformations dont le plaste est le siège depuis les cellules juvéniles jusqu'aux cellules adultes des différents organes. Les observations que nous avons pratiquées après fixations ou après altérations provoquées sur divers plastes nous amènent à formuler notre conception sur ce sujet.

Les *grana* ne sont pas disposés d'une manière quelconque à l'intérieur du plaste. Ils paraissent, en effet, *in vivo,* rangés en lignes parallèles dont le parcours est plus ou moins hélicoïdal.

Grâce à différentes techniques, nous avons mis en évidence, pour chaque file de *grana,* un tractus délicat qui les unit. Nous pensons, en dernière analyse, que le plaste est constitué d'éléments effilés, de « fibrilles » élémentaires, dont les *grana* ne représenteraient que des renflements régulièrement espacés comme les grains d'un chapelet, et de même nature qu'elles. Cette hypothèse permet d'expliquer, notamment, l'allongement des *grana* au cours de certaines observations et leur fusion apparente. Elle permet, d'autre part, de comprendre la disparition des *grana* par extension des fibrilles élémentaires au cours de l'amylogénèse. Normalement groupées en écheveau à l'intérieur du plaste, ces fibrilles s'écartent lorsque les enclaves d'amidon deviennent plus volumineuses. Leur accolement réciproque constitue la pellicule stromatique enveloppante ou les cloisons internes qui limitent chaque alvéole amylacé. Nous allons voir que cette hypothèse confirme sur bien des points les opinions que divers auteurs ont émises sur la constitution des chloroplastes.

Nous signalerons d'abord que A. Meyer (1883) avait remarqué des alignements assez réguliers de *grana* à la surface des plastes d'une Orchidée. A la même époque, Fr. Schwartz (1887) pensait que les chloroplastes sont constitués de fibrilles isolées, contournées sur elles-mêmes, et granuleuses; pour cet auteur, ces éléments filamenteux sont chlorophylliens et les

grains qu'ils renferment possèdent une coloration verte particulièrement accentuée. Après ces observations anciennes, divers travaux ont confirmé la réalité de ces structures. Les alignements de *grana*, et plus particulièrement l'existence entre eux de « tractus simples, rarement bifurqués, et souvent assez courts », furent remarqués par Doutreligne (1935) sur les plastes de *Cabomba aquatica* et de *Mnium undulatum*. Comme nous l'avons observé nous-même, les *grana* ne paraissent pas, pour Doutreligne, occuper les nœuds d'un réseau, mais plutôt disposés en alignement le long de ces tractus. L'auteur a d'ailleurs constaté qu'ils peuvent confluer entre eux et pense que le phénomène est probablement réversible. Heitz (1936) et Weier (1936) ont également observé chez divers plastes des alignements de *grana* qui pourraient être situés sur des fibrilles orientées parallèlement.

Plus récemment, de Rezende Pinto (1948-1949 et 1952) a mis en évidence une structure fibrillaire chez plusieurs Phanérogames ou Bryophytes. Dans le plaste d'*Anthoceros* et de *Cotyledon Umbilicus* notamment, cet auteur a observé des filaments constitués comme des chapelets de granulations, qu'il désigne sous le nom de *chloroplastonema*. Ces filaments sont enroulés en hélice et disposés à l'intérieur du plaste parallèlement entre eux. De Rezende Pinto note que Bauer (1942) « a déjà observé dans les chloroplastes du protonéma de *Ceratodon* une structure semblable, qu'il a attribuée à l'action pathologique des alcaloïdes ». Les chloroplastes d'*Isoetes* présenteraient, d'après Stewart (1948), une organisation analogue.

La conception d'une structure fibrillaire du chloroplaste, telle qu'elle est envisagée par ces différents auteurs, doit être rapprochée de celle de A. Ch. Hollande (1941-1947). Les « tractus » décrits par Doutreligne ou les *chloroplastonema* observés par de Rezende Pinto correspondent vraisemblablement au « système solénosomien » de Hollande. Un filament, ou solénosome, « enroulé et pelotonné de diverses manières », est le support de la chlorophylle. Des granulations ou « centres stigmosomiens » sont répartis le long du solénosome. Ils correspondent aux *grana* d'A. Meyer. Pour Hollande, le système solénosomien baigne au sein d'un liquide réfringent entouré d'une fine membrane. Une altération du plaste provo-

querait une perturbation dans la réfringence de ce liquide et permettrait d'apercevoir *in vivo* les solénosomes. Nos observations, pratiquées à la suite d'altérations provoquées, confirment en partie les conclusions de Hollande; elles nous ont permis notamment de révéler les éléments fibrillaires élémentaires invisibles sur les plastes non altérés.

Remarque. — A côté de l'hypothèse fibrillaire qui nous paraît devoir être adoptée pour expliquer la structure intime du chloroplaste des Mousses, il faut mentionner l'opinion soutenue par divers cytologistes qui voient plutôt dans le plaste des lamelles parallèles. Telle est, en particulier, la conclusion à laquelle aboutit Menke (1938) après ses études sur le plaste d'*Anthoceros*. Plus récemment, Strugger (1947) a décrit une structure analogue sur des plastes qui ont subi l'action de diverses substances.

Il ne paraît pas nécessaire de rejeter à priori l'idée de bandes d'une assez grande surface, localisées à l'intérieur du plaste. Il n'est pas impossible que des fibrilles s'accolent réciproquement, en particulier pendant l'amylogénèse, et donnent alors au plaste l'aspect lamellaire décrit par ces auteurs. Les cloisons que nous avons mentionnées autour des enclaves d'amidon peuvent en particulier dériver de fibrilles, puis de lamelles juxtaposées.

C. — Localisation de l'amidon

L'amidon se localise à l'intérieur du plaste, en des régions quelconques sans qu'on puisse indiquer des centres élaborateurs précis. Nous avons noté, à la suite de Doutreligne, les différents aspects morphologiques des premières inclusions amylacées; ce sont, soit de nombreux granules de petite taille et d'aspect fusiforme, soit, au contraire, un petit nombre de lentilles volumineuses. La signification de ces structures nous échappe; il est probable que la morphologie particulière des grains d'amidon est fonction de la structure submicroscopique du plaste au moment où s'effectue sa synthèse.

Zirkle (1926) a décrit dans les plastes une « vacuole » interne, à l'intérieur de laquelle les granules amylacés sont animés de mouvement brownien. Doutreligne (1935) a observé parfois un phénomène identique dans les plastes de

Mnium undulatum. Il s'agit vraisemblablement de débuts de vacuolisation. Nous avons observé un phénomène identique dans les plastes amylifères des spermatides de *Catharinea undulata* et de *Funaria hygrometrica*. Les grains d'amidon sont insérés dans des alvéoles à l'intérieur du plaste. Sous l'influence d'un montage défectueux (liquide hypotonique), les plastes gonflent légèrement; les granules amylacés s'agitent dans de petites enclaves liquides nées artificiellement à l'intérieur du *stroma*.

D. — Existence d'une membrane autour des plastes

A la suite de ses études sur les plastes de *Funaria*, de *Mnium* et de *Marchantia*, Senn (1908) avait été amené à penser que le *stroma* plastidaire était enveloppé d'une membrane. La formation d'une vésicule incolore en dehors du *stroma* chlorophyllien et la réversibilité de cette altération furent étudiées par P. Dangeard (1941) sur les poils épidermiques de Courge. A la suite de ses observations expérimentales, cet auteur fut conduit à admettre l'existence « d'une gaine élastique et ductile » autour des plastes, véritable paroi incolore, analogue à celle qui enveloppe le caryoplasme. Cette pellicule est, par suite de sa minceur, normalement invisible à la surface du plaste : elle apparaît seulement lorsqu'elle se détache partiellement du *stroma* et qu'elle limite l'espace vésiculaire.

Nous n'avons pu pousser aussi loin les expériences de vésiculisation que nous avons décrites plus haut, ni obtenir la dévésiculisation des plastes comme P. Dangeard le fit chez la Courge. Néanmoins, la formation de vésicules sous l'action de l'eau acétique faible ou de l'eau distillée, est également un argument pour admettre l'existence d'une membrane incolore autour des plastes des Muscinées. On pourrait objecter à cette manière de voir que la fine pellicule limitant la vésicule incolore du plaste vacuolisé est constituée par une couche mince de cytoplasme; la vésicule apparue se situerait alors à l'extérieur du plaste. Or, une telle interprétation paraît inconciliable avec les modifications de structure que nous avons constatées (passage de la structure granulaire à la structure fibrillaire). De plus, il n'existe pas de relation entre le cyto-

plasme pariétal et la pellicule apparue au moment de la vésiculisation. Beauverie, qui a obtenu avec l'eau distillée la vésiculisation des plastes de certains Phanérogames, a émis l'hypothèse d'une séparation entre le *stroma* incolore et les *grana* chlorophylliens. Dans le cas des Muscinées, cette explication ne peut pas être retenue, car nous n'avons jamais observé la disjonction de ces constituants.

CONCLUSION

La considération de nos résultats et des données établies par différents auteurs exclut l'hypothèse de l'homogénéité des plastes des cellules végétatives. Mais nous saisissons encore mal les rapports existant entre leurs divers constituants lorsque la cellule est en vie. Nous avons été frappé, en particulier, par l'existence d'une structure fibrillaire; elle explique remarquablement, ainsi que nous le verrons, les modifications subies par les plastes dans les cellules sporogènes et spermatogènes. Cependant, nous ignorons les relations qui unissent les éléments filamenteux que nous avons décrits, qu'ils soient étirés au maximum ou qu'ils présentent une structure granulaire. Ils semblent émerger de deux pôles diamétralement opposés, mais constituent peut-être des portions d'un seul filament pelotonné à l'intérieur de la membrane plastidaire. La disposition de ces fibrilles élémentaires dans les plastes juvéniles (apparemment sans structure), ainsi qu'au moment de leur bipartition, doit faire l'objet de nouvelles recherches.

L'arrangement spatial des éléments que nous avons décrits dans le plaste suggère d'autre part certains rapprochements avec les faits observés dans les noyaux cellulaires. Il n'est nullement question d'homologuer par exemple les *chromonemas* avec les fibrilles plastidaires ou les chromocentres avec les *grana*. Mais la diversité des structures nucléaires fait cependant comprendre la possibilité pour les plastes de présenter de multiples aspects non seulement dans les tissus d'un même individu mais encore d'une espèce végétale à une autre.

DEUXIÈME PARTIE

LA SPOROGÉNÈSE

INTRODUCTION

Depuis qu'Hedwig découvrit, en 1782, la fonction sexuelle jouée par les anthéridies et les archégones, et qu'il reconnut leur rôle dans l'édification du sporophyte, de nombreux chercheurs ont suivi le développement de la capsule des Muscinées. La plupart s'attachèrent à connaître sa structure anatomique, plus compliquée d'ailleurs que celle des Hépatiques. Puis le développement des études cytologiques attira particulièrement l'attention sur les phénomènes qui accompagnent la réduction chromatique avant l'individualisation des tétraspores. Par contre, peu de travaux ont été consacrés, jusqu'ici, à l'évolution des plastes, des mitochondries ou du vacuome dans les différents tissus de la capsule. Quelques études seulement doivent être mentionnées ici; ce sont celles de Sapehin (1911-1915), de Melin (1915), de Senjaninova (1921), de Motte (1928) et de Weier (1930), qui présentent le caractère commun de s'attacher essentiellement à l'étude du plastidome et du chondriomé des cellules de la zone sporogène. Mais dans ce domaine, comme nous le verrons, les opinions des auteurs sont quelquefois résolument contradictoires. Il paraissait donc nécessaire de reprendre à nouveau la question et de suivre l'évolution des plastes et des mitochondries depuis les tout premiers stades où s'individualisent les cellules sporogènes, jusqu'à la méiose et la constitution des tétraspores.

Nous verrons, au cours de l'exposé qui suit, tout l'intérêt que présentait ce travail, non seulement pour la connaissance cytologique des Muscinées, mais pour la Cytologie en général. Il ressort de nos observations que le plastidome se conserve indépendant de tout autre formation pendant tout le développement de la zone sporogène. Mais durant les multiplications cellulaires, le plaste acquiert peu à peu une structure

très particulière, que l'on ne rencontre pas dans les cellules végétatives des Muscinées : il est certain, d'ailleurs, que ces modifications ont dérouté la plupart des auteurs qui les étudièrent. En même temps, nous avons suivi le comportement du chondriome, toujours présent à côté du plastidome; on ne peut donc confondre les deux formations pendant la croissance du sporophyte. De même, nous avons pu suivre l'évolution du système vacuolaire dans les cellules sporogènes et mettre en évidence de remarquables analogies de comportement avec le vacuome des plantes vasculaires. Nous avons été amené, également, à suivre la genèse des substances lipidiques dans les cellules sporogènes des Muscinées et leur accumulation dans les spores. Toutefois, la zone sporogène ne fut pas la seule à retenir notre attention; les cellules de l'épiderme de la capsule, du parenchyme chlorophyllien, des assises nourricières et de la columelle furent également examinées.

Avant de rapporter nos observations, il nous faut attirer l'attention sur les réelles difficultés techniques rencontrées au cours de ce travail. L'obtention de bonnes préparations constitue, en effet, l'écueil le plus sérieux auquel se sont heurtés les cytologistes qui étudièrent la sporogénèse. Ce n'est d'ailleurs pas la première fois que l'on doit souligner l'insuffisance des méthodes d'étude, prises individuellement, lorsqu'il s'agit d'étudier la constitution du protoplasme. L'interprétation de préparations fixées et colorées est ici très délicate et il est indispensable de contrôler les résultats obtenus par l'observation du matériel vivant.

CHAPITRE PREMIER

LA ZONE SPOROGÈNE

I. — LE PLASTIDOME

A. — Les travaux antérieurs

Les recherches cytologiques entreprises sur le sporophyte des Muscinées ont eu principalement pour objet, l'étude de la zone sporogène. Nous n'analyserons ici que les travaux qui se rapportent au plastidome et au chondriome, car ce sont ceux qui ont soulevé jusqu'à maintenant le plus de controverses. Certains auteurs ont, en effet, soutenu que ces appareils persistaient indépendants et distincts l'un de l'autre pendant toute l'évolution des cellules sporogènes. D'autres, au contraire, ont décrit une différenciation des plastes de ces cellules en granules de taille réduite qui se confondraient morphologiquement avec les mitochondries; les plastes et les mitochondries constitueraient donc dans les cellules sporogènes un ensemble de granulations d'aspect analogue, comparable à ce qui a été décrit dans les cellules méristématiques des Plantes supérieures.

Le problème de l'origine et des transformations du plastidome et du chondriome n'est pas abordé dans les recherches de Hofmeister (1851), de Schimper (1857) et de Müller (1867) sur la sporogénèse. Ces travaux ne présentent pour nous qu'un intérêt historique. Ce n'est que beaucoup plus tard que Sapehin (1911, 1913, 1915) fit connaître le résultat de ses investigations sur le cytoplasme des cellules sporogènes de

Polytrichum, Funaria, Bryum et *Mnium*. Pour cet auteur, un plaste subsiste dans les cellules pendant tout le développement du tissu archésporial et jusque dans les cellules-mères des spores. Ce plaste reste toujours indépendant des chondriosomes pendant toutes les phases d'accroissement de ce tissu. Dans le jeune sporogone en voie de différenciation, toutes les cellules sont chlorophylliennes. Puis, dans la région pré-archésporiale, Sapehin constate que les divisions cellulaires s'effectuent plus rapidement que les multiplications des plastes. Il en résulte que le nombre de ceux-ci diminue progressivement dans les cellules sporogènes; bientôt, elles n'en possèdent plus que deux, puis un seul. Dès lors, une bipartition de ce plaste unique accompagne chaque mitose : toute cellule sporogène est donc pourvue jusqu'à la méiose d'un élément unique du plastidome. Avant le déroulement de la réduction chromatique, deux bipartitions successives du plaste de la cellule-mère engendrent quatre plastes qui persistent durant la méiose. Chacun d'eux passe dans une spore et donne naissance au plastidome du gamétophyte né de cette spore. A maturité, toute spore possède déjà plusieurs plastes à côté de gouttelettes lipidiques visibles dans le cytoplasme.

Sapehin a également observé les transformations morphologiques des plastes dans les cellules sporogènes. Lorsque leur nombre diminue, ces plastes s'élargissent et deviennent plus minces. L'unique élément des cellules sporogènes en voie de multiplication se présente alors comme une plaque qui enveloppe le noyau sur une grande partie de sa surface. Lorsqu'il est vu de côté, ce plaste se présente avec une bordure brillante. La plupart de ces résultats furent obtenus par l'auteur en observant le matériel *in vivo;* celui-ci, placé au préalable dans de l'huile d'olive, peut, d'après l'auteur, se conserver intact pendant plusieurs jours. Cette méthode d'étude fut évidemment critiquée par divers cytologistes. Mais aussi peu orthodoxe qu'elle puisse paraître, il faut bien reconnaître aujourd'hui qu'elle permit à Sapehin de formuler des conclusions que les travaux de ses contradicteurs ne réussirent pas à infirmer.

C'est vers la même époque que parut l'étude de E. Melin (1915) sur la sporogénèse de *Sphagnum squarrosum*. Ce

travail est le plus ancien, à notre connaissance, qui donne des renseignements détaillés sur l'évolution cytologique de la zone sporogène des Sphaignes. L'auteur étudie en particulier la structure du noyau pendant la méiose; mais le plastidome a également retenu son attention et ses observations, comme nous le verrons, conservent aujourd'hui toute leur valeur. Elles confirment les résultats établis par Sapehin sur diverses Bryales; il est donc regrettable qu'elles aient été ignorées par la plupart des auteurs qui travaillèrent après lui. Melin observa plusieurs plastes dans les cellules du jeune sporophyte de *Sphagnum;* ceux-ci dérivent, par divisions successives, des plastes contenus dans la cellule-œuf de l'archégone. La couche d'archéspores ne fait pas exception à cette règle. Mais l'auteur pense que les plastes ne se divisent pas au début du développement de cette région. Les cellules sporogènes se multipliant en direction tangentielle par formation de cloisons anticlines, le nombre des plastes se réduit pour chacune d'elles. Bientôt, il n'y en a plus qu'un seul par cellule. En même temps, la taille de chacun des plastes augmente considérablement, et dans la zone sporogène d'une capsule adulte, ils présentent une forme bien caractéristique. L'auteur les compare aux plastes étalés d'*Anthoceros;* ils en diffèrent cependant puisqu'on ne voit pas d'amidon à leur surface. Le plaste se présente dans le cytoplasme sous la forme d'un bâtonnet et il se courbe en croissant autour du noyau qu'il entoure étroitement. Il accroît sa longueur, s'étrangle en son milieu et se divise en deux plastes-fils qui se disposent de part et d'autre du noyau. La division cellulaire isole chacun d'eux dans une cellule-fille. Ainsi, dans une cellule-mère de tétraspores, le plaste donne naissance à quatre éléments qui se disposent à la périphérie du cytoplasme. Ces plastes-fils prennent une forme plus ou moins sphérique ou elliptique, et sont souvent déprimés pendant la prophase méiotique. Il y a donc pour Melin continuité du plastidome depuis la cellule-œuf jusqu'à la spore et son développement en gamétophyte.

Plus tard, une élève de Lewitzky, M^lle^ Senjaninova (1927), entreprit l'étude du cytoplasme des cellules sporogènes de *Catharinea undulata* et de *Physcomitrium piriforme*. L'auteur mentionne, au début de son étude, que Lewitzky avait

déjà remarqué, en contradiction avec les résultats de Sapehin, une absence totale de plastes typiques durant le développement de l'archéspore. C'est également l'opinion à laquelle se rallie Senjaninova à la suite de ses observations personnelles. Les cellules sporogènes jeunes ne possèdent que des chondriosomes de forme variée : longs chondriocontes, petites plaquettes carrées ou triangulaires, chondriosomes en anneau ou en raquettes, granules punctiformes, etc. Ils proviennent de la désorganisation des chloroplastes existant dans les cellules initiales de la capsule. Par la suite, tous ces éléments s'agglomèrent autour du noyau cellulaire, s'enchevêtrent les uns avec les autres et constituent progressivement un « corps mitochondrial ». Ce complexe, qui a pour origine des formations hétérogènes et indépendantes, est désigné sous le nom de « plaste ». Cette masse est d'abord poreuse, puis apparaît lamellée; le « stroma » est constitué par l'accumulation de la substance chondriosomique ou par une substance nouvellement élaborée. Il naît ensuite des granules qui se disposent suivant des alignements serrés à l'intérieur et à l'extérieur de chaque plaste. Le corps mitochondrial engendre à la suite de deux bipartitions successives les quatre corps granulaires de la cellule mère des spores; ce sont ces éléments qui sont à l'origine des plastes typiques du gamétophyte. En résumé, pour Senjaninova, la dissociation des plastes de la zone sporogène aboutit à la constitution d'éléments que l'on peut confondre avec les mitochondries ordinaires; inversement, leur groupement est à l'origine des plastes du gamétophyte.

C'est sensiblement à la même époque que parut l'important mémoire de J. Motte (1928) dont une partie est consacrée à l'étude du sporophyte de *Funaria hygrometrica, Gasterogrimmia crinita* et *Bryum caespititium*. En ce qui concerne l'évolution de la zone sporogène, Motte s'oppose aux conclusions de Sapehin comme le fit Senjaninova. Pour cet auteur, les chloroplastes du sporophyte juvénile régressent, si bien que dans les cellules sporogènes il n'y a pas de plastes mais uniquement des mitochondries; chez *Funaria* en particulier, on peut observer des formes intermédiaires qui vont du petit plaste au chondriosome. Cette constitution persiste jusqu'à après la méiose; après quoi, dans la spore mûre, « le chondriome évolue vers le type plaste-mitochondrie ». L'interpré-

tation des faits par Motte s'écarte donc des observations rapportées par Senjaninova. Néanmoins, la pensée de ces deux auteurs semble bien concorder sur le point suivant : la constitution de la zone sporogène ne doit pas être invoquée en faveur de l'indépendance du plastidome et du chondriome chez les Muscinées.

T. E. Weier (1930) reprit peu après l'étude de la sporogénèse chez *Polytrichum commune*. L'ensemble de ses travaux montre qu'un plaste garde son individualité distincte pendant tout le développement des cellules sporogènes. Dans le tissu pré-archésporial, après fixation par les méthodes mitochondriales, l'auteur constate la diminution du nombre des plastes comme l'avait décrit Sapehin. Dans les cellules sporogènes, il n'en subsiste plus finalement qu'un seul, mais dont la structure est complètement modifiée. Il est constitué de deux parties distinctes : un filament ou *plastonema* qui réduit fortement le nitrate d'argent et l'acide osmique et qui entoure partiellement une fine plaquette discoïde beaucoup moins chromophile, appelée *plastosome*. Les relations existant entre ces deux constituants du plaste seraient analogues à celles qui existent entre le chromonema et la substance achromatique des chromosomes. En raison de cette constitution, Weier assimile le plaste spécial des cellules sporogènes au corps de Golgi de certaines cellules animales; nous reviendrons plus loin sur la valeur de ce rapprochement. A l'aide de différentes techniques, l'auteur a recherché les mitochondries dans les cellules sporogènes. Il semble que ces formations ne soient pas constamment présentes dans ce tissu; certaines formes de chondriosomes décrites par Senjaninova paraissent inexistantes. Mais, de toute façon, si les mitochondries existent, elles sont absolument indépendantes des plastes. En conclusion, l'auteur pense, avec A. Meyer, que « les mitochondries ne sont pas des structures cellulaires définies, mais un stade de développement des produits cellulaires ».

Il paraissait bien difficile jusqu'à ce jour de concilier les opinions si diverses émises par les auteurs que nous venons de citer. Une nouvelle étude du plastidome et du chondriome des cellules sporogènes nous paraissait donc nécessaire. La discordance des interprétations, quant aux résultats publiés, a rendu plus captivante notre tâche menée dans l'unique

souci d'observer complètement les faits et de les décrire en toute objectivité. Nous avons examiné à cette fin, d'une façon plus ou moins complète, les tissus sporophytiques d'une quinzaine d'espèces. Ce sont les principaux résultats obtenus que nous allons exposer maintenant.

B. — Recherches personnelles

1° *Le plastidome dans la zone sporogène de « Catharinea undulata »* (L.) W. et M. (pl. III et IV)

Une coupe longitudinale pratiquée suivant l'axe d'une capsule en cours de développement permet de reconnaître différentes régions : un cylindre central, dont le diamètre est sensiblement égal à la moitié de celui de la capsule, est séparé d'un manchon périphérique de tissu chlorophyllien par un parenchyme aérifère. Le cylindre central est occupé en presque totalité par de grandes cellules peu chlorophylliennes formant la columelle. Les cellules axiales de cette columelle sont étroites et allongées et rappellent par leur situation et leur forme les cellules axiales des tiges. Il est vraisemblable qu'elles ont, comme elles, un rôle dans la conduction. La zone la plus externe du cylindre central, enveloppant la columelle sur toute sa surface, comporte deux assises nourricières, constituant le tapis, entre lesquelles se trouve incluse l'assise sporogène.

L'examen d'un sporogone dont la région apicale n'est encore marquée par aucun élargissement montre qu'il est constitué d'un parenchyme chlorophyllien homogène. Au sein de ce massif, il se manifeste très tôt une première différenciation. Une assise de cellules disposées en manchon cylindrique présente une plus grande réfringence que les tissus voisins. Cette assise est à l'origine de la zone sporogène. Dès ce moment, les cellules de ce tissu possèdent des caractères qui permettent de les distinguer des tissus voisins. Le rythme des mitoses se ralentit dans les cellules extérieures à ce manchon; leur taille augmente alors, leurs vacuoles s'agrandissent et confluent comme dans des cellules foliaires pour donner une seule vacuole centrale. Les plastes se multiplient, mais insuffisamment pour rester aussi denses que dans les cellules du parenchyme initial.

Les cellules initiales sporogènes se multiplient au contraire activement. Le rythme des mitoses reste aussi intense dans cette région jusqu'à ce que le développement complet de la capsule soit achevé (c'est-à-dire jusqu'à l'individualisation des cellules-mères de tétraspores). Les cellules ainsi engendrées conservent une taille sensiblement uniforme pendant toute la durée du développement. Leur cytoplasme reste également dense, et dans les tout premiers stades que nous avons décrits, leur réfringence particulière permet de les distinguer à coup sûr des tissus voisins. Le noyau occupe une place importante au centre de la cellule. On remarque *in vivo* une ou deux granulations volumineuses au sein de la caryolymphe. L'examen de préparations fixées indique qu'il s'agit là d'un nucléole et d'un macrochromocentre. Au sein du cytoplasme dense, ces cellules possèdent six à huit chloroplastes tout à fait analogues à ceux des cellules végétatives (cellules des parenchymes chlorophylliens voisins, ou jeunes cellules foliaires par exemple) (pl. III, fig. 1 et 2). La plupart sont arrondis ou elliptiques; d'autres présentent des formes en haltère qui précèdent leur bipartition par étirement. Le *stroma* porte des *grana* très légèrement allongés en navette qui paraissent disposés en surface suivant des lignes hélicoïdales. L'amidon nous a semblé faire défaut dans les plastes des échantillons examinés.

La multiplication de ces cellules initiales sporogènes s'effectue comme dans tout autre tissu chlorophyllien; elle est analogue, en particulier au processus décrit par Heitz (1925) dans des cellules de Mousses ou d'Hépatiques en état de régénération. Avant la fin de la prophase, on constate une migration des chloroplastes qui se répartissent équationnellement en deux groupes symétriques de part et d'autre du noyau. Durant la suite de la mitose, les deux groupes de plastes s'éloignent en émigrant vers les membranes cellulaires opposées; ils occupent alors l'emplacement des pôles du futur fuseau achromatique. Lorsque la mitose est terminée, les deux groupes de plastes sont séparés par la nouvelle membrane. Chaque cellule-fille possède donc un nombre de plastes réduit de moitié. Le nombre primitif (six à huit environ) se rétablit pendant l'interphase. Certains d'entre eux s'allongent; un rétrécissement apparaît en leur milieu et il

s'ensuit, après étirement, une rupture de cette région. Tels sont les faits que l'on observe dans les cellules d'une très jeune assise sporogène (pl. III, fig. 2).

Par la suite, il apparaît des modifications importantes dans la distribution des plastes des cellules en voie de multiplication. C'est ainsi que les cellules sporogènes appartenant à des capsules de plus en plus âgées possèdent cinq, puis quatre, puis trois... plastes. Pendant cette évolution, il y a bien répartition équationnelle des plastes entre les cellules-filles, mais tout se passe comme s'il y avait dysharmonie entre le rythme des mitoses et celui des bipartitions plastidaires. Le déroulement des mitoses est-il plus rapide dans ce tissu sporogène que dans un organe végétatif ? Ou bien, au contraire, la bipartition des plastes est-elle freinée par quelque facteur ? Nous rechercherons plus tard la cause de cette perturbation; nous remarquerons seulement que le retard constaté dans la bipartition des chloroplastes, pendant les interphases, entraîne une réduction progressive de leur nombre dans les cellules sporogènes. Après quelques divisions cellulaires, il n'en subsiste plus que deux dans le cytoplasme, puis un seul (pl. III, fig. 3, 4 et 5); la simplification de l'appareil plastidaire s'effectue donc pendant une période très brève. Les cellules sporogènes ne possèdent plus qu'un seul plaste alors que l'extrémité apicale du sporophyte est à peine renflée et que l'édification des tissus de la capsule n'est pas encore achevée. Par la suite, une bipartition de cet élément accompagne chaque division cellulaire ultérieure; désormais, jusqu'à constitution des tétraspores, toute cellule sporogène possède donc un plaste unique qui provient, comme nous venons de le voir, du plastidome des cellules indifférenciées de l'extrémité du sporogone. Comme des études antérieures ont par ailleurs établi la présence de plastes dans l'oosphère de l'archégone (Sapehin [1913], J. Eymé [1947]), on est conduit à admettre l'individualité du plastidome dans toutes les cellules du sporophyte.

a) *Les modifications morphologiques des plastes dans les cellules sporogènes.* — Lorsque le nombre des plastes diminue dans les premières cellules sporogènes, la forme et la taille de ces éléments sont soumises à d'importantes modifications. Ils se présentent tout d'abord comme des corps lenticulaires

de plus en plus aplatis : ils s'amincissent et, consécutivement, leur diamètre augmente. Lorsqu'il ne subsiste plus que deux plastes par cellule sporogène, ils ont l'aspect de deux disques minces, d'épaisseur sensiblement uniforme. L'extension en surface du plaste devient encore plus considérable lorsqu'il ne subsiste plus qu'un seul élément par cellule; à ce moment, c'est une lame foliacée circulaire extrêmement amincie, de 8 à 10 microns de diamètre. Du fait de la cyclose, ce plaste est soumis dans le cytoplasme vivant à de multiples déformations et changements de position. Au cours d'une observation vitale, il est possible d'en saisir les variations, car il est rare que le plaste se présente étalé comme un disque. Son stroma épouse plus fréquemment la forme d'une calotte de sphère (pl. III, fig. 5), avec çà et là des dépressions en entonnoir qui, de profil, lui donnent un contour extrêmement varié. Les bords de ce plaste sont souvent repliés en gouttière; une observation superficielle laisserait croire à la présence d'un bourrelet périphérique. Malgré l'accroissement de surface et la diminution d'épaisseur, la teinte chlorophyllienne du plaste est conservée, mais elle est considérablement atténuée.

Une bipartition du plaste foliacé s'effectue avant chaque mitose. Elle débute par un étirement du *stroma* suivant un de ses diamètres. Le plaste prend alors la forme d'une ellipse allongée dont la région centrale se rétrécit progressivement (forme caractéristique en sablier) ; un étirement de la région centrale, plus étroite, sépare les deux plastes-fils. Le phénomène se déroule sans que l'épaisseur du plaste varie. Dès l'entrée du noyau en prophase, les deux plastes-fils s'éloignent l'un de l'autre; ils se disposent parallèlement de part et d'autre du noyau et s'étalent au voisinage des membranes cellulaires opposées (pl. III, fig. 6 et 7). Lorsque le fuseau achromatique apparaît, ses pôles occupent la région centrale de chacun de ces plastes. Après la mitose, chacun d'eux est isolé de part et d'autre de la nouvelle membrane. Dans une cellule-fille, le plaste est accolé au noyau dont il épouse partiellement la sphéricité (pl. III, fig. 5 et 8) ; son *stroma* foliacé est donc déprimé et revêt à ce moment l'aspect d'une calotte de sphère. Le plaste, réduit de moitié avant la mitose, achève dans cette position de récupérer sa taille maxima. Il s'écarte ensuite du noyau et se localise librement dans le

cytoplasme où il est soumis à nouveau aux déformations que nous avons décrites plus haut.

b) *La structure des plastes foliacés. — Les plastes « in vivo ».* — Les modifications morphologiques que nous venons de décrire sont accompagnées d'importants changements de structure. Nous avons fait remarquer que les plastes lenticulaires de très jeunes cellules sporogènes présentaient des *grana* légèrement fusiformes orientés sur des lignes hélicoïdales. Or, la taille de ces *grana* diminue lorsque le plaste s'étale en surface; ils font place à des micro-granulations situées à la limite du pouvoir séparateur du microscope. Il n'est plus possible, alors, de reconnaître les alignements que nous avions remarqués sur des plastes de cellules plus jeunes. Lorsqu'il ne subsiste plus qu'un seul plaste foliacé dans les cellules sporogènes, on ne peut y reconnaître aucune structure granulaire; son aspect est donc entièrement homogène, pendant la plus grande partie des multiplications cellulaires. Dans certains cas, cependant, une striation apparaît à sa surface; on ne peut mieux comparer les stries apparues qu'à des replis formés sur une étoffe froissée. Cette structure, extrêmement labile, paraît résulter des déformations auxquelles le plaste est soumis. Il faut signaler, enfin, l'absence de granules lipidiques et d'amidon au niveau de ces plastes pendant tout le développement de la zone sporogène.

c) *Les plastes dans les préparations fixées.* — L'interprétation de coupes de matériel fixé et coloré est si délicate qu'elle explique en grande partie la confusion de certains auteurs entre plastidome et chondriome des cellules sporogènes. Aussi, on ne saurait avoir une idée exacte du comportement du plaste dans le tissu sporogène en faisant appel uniquement aux techniques de l'histologie. Leur emploi étant indispensable, une étude comparative des résultats s'impose nécessairement.

Le plaste foliacé des cellules sporogènes est un élément extrêmement fragile. Au cours d'une observation vitale, une faible pression sur la lamelle ou une variation de tonicité du milieu suffisent à provoquer sa contraction brusque en une masse ovoïde, et une altération irréversible de sa structure. La conservation du plastidome par les mélanges fixateurs est

délicate; chacun d'eux donne une image plus ou moins déformée du plaste vivant. Les plastes foliacés sont conservés avec le minimum d'altération lorsqu'ils sont fixés par l'acide osmique. Leur *stroma* se teinte uniformément en gris-clair (pl. IV, fig. 7). Les portions de plaste vues de profil ou repliées apparaissent plus colorées; les replis marginaux sont accentués et laissent supposer l'existence de bourrelets périphériques. Les fixateurs à base d'acide acétique altèrent considérablement le plaste foliacé et il n'est guère possible de le reconnaître lorsqu'il est vu de face. Lorsqu'il est vu de profil, il apparaît sous forme d'un liseré sidérophile; on serait alors tenté de l'assimiler à un chondrioconte exagérément allongé. Une étude de ce plaste dans ces conditions ne permet donc pas d'en connaître l'aspect foliacé, ni les dimensions, et encore moins le contour exact.

L'emploi de fixateurs mitochondriaux (Regaud par exemple) donne des résultats inconstants. Dans certains cas, le *stroma* des plastes paraît entièrement homogène (pl. IV, fig. 6); mais, le plus souvent, l'action de ces mélanges provoque la formation d'artefacts dont l'interprétation est difficile. C'est ainsi qu'après coloration à l'hématoxyline, le plaste apparaît légèrement contracté, un mince liseré représentant son contour déformé (pl. III, fig. 6, 7 et 8). A l'intérieur, on observe, à la place du *stroma,* un ensemble de filaments enchevêtrés très sidérophiles. Ces trabécules, de taille variable, sont généralement orientés suivant une direction déterminée. Certains d'entre eux sont isolés, d'autres anastomosés. Ils représentent des portions de *stroma* contracté sous l'influence du fixateur. Ces formations ont laissé croire à certains auteurs (Senjaninova en particulier) que les plastes donnaient naissance dans le tissu sporogène à un ensemble de longs chondriocontes. Or, l'étude du matériel vivant ne permet à aucun moment d'observer de telles transformations.

d) *Les plastes dans les cellules-mères de tétraspores.* — Les cellules-mères de tétraspores se constituent après les dernières mitoses qui ont lieu à peu près simultanément dans toute la zone sporogène. On sait qu'une méiose donne naissance, à partir de chacune d'elle, à quatre spores. Dès que ces cellules

sporogènes de dernière génération sont individualisées, leur membrane se gélifie. Chacune d'elles, libérée de son enveloppe rigide, devient alors sphérique au sein de la gelé intercellulaire. L'étude vitale est de ce fait facilitée, car les cellules isolées peuvent être montées en une seule couche entre lame et lamelle.

La structure fondamentale des cellules-mères de tétraspores est analogue à celle des générations précédentes. Le plaste foliacé persiste notamment avec une structure identique; une première bipartition s'effectue comme dans tout autre cellule sporogène, suivant le processus déjà décrit. Elle est immédiatement suivie d'une bipartition de chacun des deux éléments, si bien que la cellule-mère possède finalement quatre plastes (pl. IV, fig. 1 à 12). Chacun d'eux, de taille réduite, possède la même constitution que le plaste foliacé duquel il dérive; le *stroma* est mince, légèrement chlorophyllien et dépourvu de structure. La taille de ces plastes n'augmente pas et reste stationnaire pendant le déroulement de la méiose.

Lorsque les bipartitions sont achevées, les quatre plastes de la cellule-mère des spores s'éloignent les uns des autres et se placent à la périphérie du cytoplasme de façon à occuper les pôles d'un tétraèdre régulier (pl. IV, fig. 4, 5 et 8). Dans cette position, ils prennent l'aspect de cupules ou de calottes dont la concavité est tournée vers le noyau; ils se présentent donc comme ceux des cellules sporogènes avant une mitose. Le fuseau de la mitose réductionnelle se dispose comme l'indique la figure 4 de la pl. IV, de telle sorte qu'un pôle se situe à mi-chemin entre deux plastes voisins. Le plastidome est donc scindé en deux groupes de deux éléments, lorsqu'une membrane apparaît à la fin de la mitose réductrice. La seconde mitose achève d'isoler chacun de ces quatre plastes. Contrairement à ce qui se passe au cours de la première division nucléaire, les pôles des fuseaux se localisent ici dans la concavité de chaque plaste (pl. IV, fig. 8); en coupe optique, ce dernier se présente comme un fer à cheval élargi coiffant les fibres fusoriales. Lorsque la mitose de maturation est achevée, chaque tétraspore est pourvue d'un seul plaste (pl. IV, fig. 5, 13 et 18). Celui-ci épouse la sphéricité du noyau, puis s'en détache peu à peu. Sa surface diminue et

une fine structure granulaire commence à apparaître. Le *stroma* s'épaissit et la teinte chlorophyllienne s'accentue. Par un phénomène inverse de celui décrit au cours des premières mitoses sporogènes, le plaste de la tétraspore récupère progressivement la structure du plaste lenticulaire d'une cellule végétative. De nouvelles bipartitions plastidaires s'effectuent pendant que la membrane de chaque tétraspore s'épaissit; avant déhiscence de la capsule, de nombreux chloroplastes sont visibles dans chaque spore (pl. IV, fig. 14). Ils sont rigoureusement identiques à ceux du gamétophyte. Les modifications de forme et de structure subies par les plastes, durant leur évolution, s'effectuent dans la zone sporogène de *Catharinea undulata* sans qu'il y ait apparition d'amidon; c'est seulement après plusieurs bipartitions que ceux de la spore deviennent amylifères. Une seule inclusion, colorable en noir par l'iode, apparaît tout d'abord; de nouvelles, en forme de navettes, sont visibles par la suite sur chacun des plastes de la spore mûre (pl. IV, fig. 14).

2° *Le plastidome dans la zone sporogène de « Funaria hygrometrica »* (L.) Sibth. (pl. VI)

La zone sporogène de *Funaria hygrometrica* se prête, soit *in vivo,* soit après fixation, à une étude aussi détaillée que celle de *Catharinea undulata.* Depuis les cellules initiales jusqu'à constitution des tétraspores, les plastes subissent les mêmes transformations que celles précédemment décrites.

Les cellules initiales sporogènes se distinguent des cellules parenchymateuses d'un sporogone filiforme par leur disposition en une couche unisériée disposée en manchon cylindrique. Leur réfringence particulière est due au cytoplasme, plus dense que dans les cellules voisines. A ce moment, le plastidome de ces cellules présente les mêmes caractères que celui des parenchymes voisins : les chloroplastes sont lenticulaires et non amylifères. Une structure granulaire est visible sur chacun d'eux, comme chez *Catharinea.*

La multiplication des cellules sporogènes entraîne une nouvelle distribution des plastes ainsi qu'une modification consécutive de leur structure. Au cours des premières divisions cellulaires, il y a répartition égale des plastes dans les cellules-filles, Mais on constate, là également, une dysharmonie

entre le rythme des divisions cellulaires et celui des bipartitions de ces éléments, si bien que leur nombre régresse peu à peu. Après quelques générations de cellules sporogènes, il ne subsiste plus qu'un seul plaste par cellule. Désormais, chaque mitose est précédée d'une bipartition de ce plaste. Dans la cellule-mère de tétraspores, deux bipartitions successives engendrent quatre plastes; chacun d'eux, englobé dans une spore, est à l'origine du plastidome d'un nouveau gamétophyte.

Ces variations, dans la distribution des plastes des cellules sporogènes, sont accompagnées de modifications de structure analogues à celles déjà décrites chez *Catharinea;* il y a augmentation progressive de taille à mesure que leur nombre diminue, et passage insensible de l'état lenticulaire à une forme discoïde beaucoup plus étalée (fig. 2, 3 et 5). L'accroissement de surface du plaste s'accompagne, là également, d'un amincissement du *stroma* et de la disparition de toute structure granulaire. Durant ces modifications, la teinte chlorophyllienne est conservée, mais considérablement atténuée. *In vivo,* le plaste foliacé est susceptible de subir des déformations à l'intérieur du cytoplasme. Sa structure homogène n'en est point cependant altérée. Pendant le développement de la capsule de *Funaria,* un plaste foliacé est présent dans chaque cellule sporogène; il y a donc continuité et indépendance du plastidome, de la cellule-œuf jusqu'à la spore.

Les difficultés présentées par l'étude des plastes dans les préparations fixées et colorées restent les mêmes qu'ailleurs. Il faut cependant mentionner que les fixations mitochondriales ont donné chez *Funaria* des résultats supérieurs à ceux obtenus chez *Catharinea undulata.* Le plaste foliacé, légèrement contracté, présente un *stroma* peu chromophile. Le contour des plastes, par contre, apparaît sous forme d'un liseré circulaire plus sidérophile (fig. 2). Mais il est rare que les plastes foliacés soient visibles en totalité sur des coupes histologiques de quelques microns d'épaisseur. L'étude des plastes après fixation peut donc être intéressante; elle ne donne cependant qu'une idée très incomplète de leur structure et de leur comportement dans la cellule vivante.

3° *Le plastidome dans la zone sporogène de « Bryum capillare »* (L.) (pl. VII)

La taille importante des capsules de certains *Bryum* (*B. capillare* en particulier) permet une étude vitale des différents tissus qui la composent. Mais, si la confection de coupes minces est une opération facile, l'examen des plastes de la zone sporogène s'avère plus délicate que chez beaucoup d'autres espèces. Ces éléments sont particulièrement fragiles lorsque les cellules sont montées entre lame et lamelle : ces difficultés persistent après fixation, et aucun mélange ne nous a permis de les conserver convenablement. L'étude d'un grand nombre de sporogones a permis néanmoins de suivre le comportement du plastidome dans la zone sporogène.

L'évolution des cellules sporogènes de *Bryum capillare* présente, dans l'ensemble, les mêmes caractères que ceux décrits chez les espèces étudiées jusqu'ici. La réduction du nombre des plastes des premières cellules sporogènes et leur extension en lame mince, s'effectuent comme chez *Catharinea* et *Funaria*. La structure granulaire persiste cependant plus longtemps chez *Bryum capillare* que dans ces espèces. Il n'est pas rare, en effet, d'observer des *grana* punctiformes ou légèrement allongés en navette à la surface du plaste foliacé d'une jeune cellule sporogène (fig. 15). Cette structure disparaît progressivement lorsque le plaste atteint son maximum d'extension. Lorsqu'une division cellulaire est achevée, le plaste foliacé s'accole au noyau (fig. 2) ; sa surface s'accroît, et il se localise librement dans le cytoplasme (fig. 4 et 6). Ses bords sont très souvent repliés en gouttière (fig. 1). Pendant toutes les multiplications des cellules sporogènes et jusqu'à après la méiose, aucun granule d'amidon n'a pu être décelé à la surface du plaste foliacé. Le déroulement de la sporogénèse s'effectue donc chez *Bryum capillare* comme chez les espèces déjà étudiées, sans qu'il y ait jamais amylogénèse. La méiose se déroule dans la cellule-mère après deux bipartitions successives du plaste. Chacun des quatre plastes engendrés est à l'origine du plastidome d'un nouveau gamétophyte. Ce n'est qu'au cours de la maturation des spores dans la capsule que l'amidon peut à nouveau être décelé dans les plastes.

4° *Le plastidome dans la zone sporogène de quelques espèces d'Hypnacées (« Homalothecium sericeum »* [L.] B. E., *« Eurhynchium striatum »* B. E., *« Pseudoscleropodium purum »* [L.] Fleisch.) (pl. VI, VIII et IX).

Les faits observés chez les espèces précédemment étudiées se retrouvent chez ces Mousses avec une parfaite analogie, aussi les résumerons-nous brièvement ensemble. Les cellules d'une très jeune zone sporogène ont une constitution analogue aux cellules des parenchymes voisins. Elles possèdent en particulier de nombreux chloroplastes lenticulaires à structure granulaire. Après une série de multiplications cellulaires successives, leur nombre diminue dans les cellules sporogènes et il n'en subsiste bientôt plus qu'un seul. Ces plastes d'Hypnacées possèdent les mêmes caractéristiques que ceux que nous avons décrits par ailleurs. Chacun d'eux est une lame foliacée d'une grande surface et d'une extrême minceur. C'est sur des cellules observées vitalement que l'on peut se rendre compte le plus facilement du contour de ce plaste. Dans les cellules jeunes, le plaste foliacé est étalé à la périphérie du noyau (forme de coupe ou de calotte). Lorsqu'il se place librement dans le cytoplasme, il se présente avec un contour elliptique ou plus fréquemment sous forme d'un large ruban. On ne relève aucune structure à la surface de ce plaste foliacé, ni sur le vivant, ni après fixation; de plus, dans les diverses Hypnacées examinées, on ne constate la présence d'aucune formation amylifère dans les plastes des cellules sporogènes.

Un unique plaste foliacé persiste dans les cellules sporogènes jusqu'à constitution des cellules-mères définitives de tétraspores. Toute mitose est en effet précédée de la bipartition du plaste foliacé; chaque plaste-fils est donc transmis à une nouvelle cellule. La bipartition de ce plaste a pu être suivie *in vivo* dans toutes ces espèces. Le plaste commence par s'étirer en un ruban large; un rétrécissement apparaît ensuite dans sa région centrale, lui donnant l'aspect d'un sablier. L'étirement de la région étroite provoque la bipartition (pl. VIII, fig. 2, 3 et 5). Les plastes-fils se disposent à l'opposé l'un de l'autre dans la cellule, où le noyau entre en mitose. Aux pôles du fuseau achromatique, les chromosomes de la

fin d'anaphase et du début de la télophase sont partiellement coiffés par les plastes foliacés qui ont l'aspect de dômes dont la concavité est tournée vers la région équatoriale du fuseau (pl. VIII, fig. 5). Dès que les noyaux-fils sont reconstitués, ces plastes se trouvent étroitement appliqués à leur surface.

Lorsque les cellules-mères des tétraspores sont constituées, l'unique plaste se divise deux fois successivement pour donner finalement quatre éléments avant la méiose (pl. IX, fig. 9 et 10). Chacun d'eux recouvre peu à peu la taille et la structure de plastes appartenant aux cellules des tissus végétatifs.

5° *Le plastidome dans la zone sporogène de « Mnium undulatum »* L. *et de « Mnium rostratum »* Schrad. (pl. X et XI).

Les capsules des diverses espèces de *Mnium* étudiées constituent un matériel très favorable à l'étude de la sporogénèse. Leur dimension facilite notamment les recherches sur le matériel vivant, et la grande taille de leurs cellules permet l'observation des plastes mieux que partout ailleurs. Dans l'ensemble, l'évolution des cellules sporogènes des *Mnium* ne diffère pas de celle que nous avons décrite dans les espèces précédentes. Cependant, l'existence de caractères propres à leur plastidome les placent à part des autres Mousses. La similitude de développement de *Mnium undulatum* et de *Mnium rostratum* permet de grouper en une seule description les observations relatives à ces deux espèces.

La constitution des premières cellules sporogènes est fondamentalement analogue à celle des cellules voisines. Les unes et les autres possèdent de nombreux chloroplastes lenticulaires à structure granulaire. Pendant la phase initiale de développement, le nombre des plastes décroît pour chaque nouvelle cellule; corrélativement, leur forme et leur structure sont modifiées dans le même sens que chez les espèces déjà étudiées. Après quelques divisions, les cellules sporogènes des *Mnium* ne possèdent plus qu'un seul plaste dans le cytoplasme (pl. X, fig. 1 à 4). Son *stroma* est mince, foliacé et d'une grande surface; il est en général bien conservé par les fixateurs mitochondriaux (Regaud, Benda - Meves) (pl. XI, fig. 16, 17 et 18). Une bipartition du plaste foliacé précède

chaque mitose, si bien que toute cellule sporogène est pourvue d'un plastidome indépendant. Dans chaque cellule-mère, deux divisions successives donnent naissance à quatre plastes de taille réduite, mais de structure identique; après la méiose, chacun d'eux passe dans une tétraspore où il devient lenticulaire. De nombreuses bipartitions sont à l'origine du plastidome de la spore mûre (pl. X, fig. 5 et 9).

Les plastes foliacés de *Mnium* ne montrent aucune structure granulaire; il y a donc disparition des *grana* durant la phase d'amincissement du *stroma*. Par contre, en certains points, on constate, *in vivo*, la présence d'inclusions réfringentes (pl. X, fig. 1 à 4). L'iode les colore en brun-rouge foncé; il s'agit donc là d'une substance amylacée voisine de l'amidon. La coloration violet foncé-noir présentée par les plastes des tissus voisins (columelle par exemple) est celle de l'amidon véritable. La teinte brun-rouge foncé des inclusions portées par les plastes foliacés paraît plutôt due à la présence d'amylodextrines moins polymérisées que l'amidon. Ces substances correspondent vraisemblablement à « l'amidon transitoire » décrit chez les Plantes supérieures. Ces inclusions amylacées sont arrondies lorsque le plaste est vu de face (pl. X, fig. 6, et pl. XI, fig. 15). De profil, elles se présentent sous forme de fuseaux. L'observation vitale permet de se rendre compte que le *stroma* du plaste les entoure en totalité. Il paraît donc y avoir délamination du plaste à leur niveau. Elles apparaissent tout d'abord sous forme d'un granule qui, en grossissant, prend la forme d'une lentille dont les deux faces sont également convexes. Chez les deux espèces de *Mnium* étudiées, ces inclusions amylacées sont généralement groupées vers la périphérie du plaste.

Les substances amylacées persistent au niveau des plastes de la zone sporogène pendant tout son développement et jusqu'à la constitution des tétraspores. On les met également en évidence durant la réduction chromatique, dans chacun des quatre plastes de la cellule-mère. Dans une jeune spore, les plastes sont presque entièrement occupés par une volumineuse enclave colorable en brun-noir par l'iode (pl. X, fig. 7); au centre, on distingue une région moins colorable ou même tout à fait incolore. A la suite de la multiplication des plastes à l'intérieur de chaque spore, on retrouve ces inclu-

sions amylacées sous forme de granules de moins en moins volumineux (pl. X, fig. 5). Dans les spores mûres, les chloroplastes sont très abondants; ils présentent alors la constitution des plastes du gamétophyte avec de nombreux grains d'amidon en forme d'amande.

6° *Le plastidome dans la zone sporogène de « Sphagnum cymbifolium »* Ehrh. (pl. XI et XII)

L'individualisation de la zone sporogène a lieu très tôt dans la jeune capsule de *Sphagnum cymbifolium*. On la distingue parmi les grandes cellules peu chlorophylliennes du parenchyme général, sous forme d'une couche cellulaire unisériée disposée en calotte de sphère. Les cellules qui la composent sont plus petites que les voisines. Très précocement, elles présentent une réfringence particulière due à un cytoplasme dense et à l'existence de très nombreuses gouttelettes de substances lipidiques. L'accumulation de ces substances ne se produit nulle part ailleurs dans la plante en une telle abondance; on rencontre, en effet, des globules lipidiques isolés, de taille variable, dans le cytoplasme des cellules foliaires, mais ils ne constituent jamais une formation aussi dense. Leur présence permet donc de repérer facilement *in vivo* la zone sporogène, mais leur abondance, en particulier dans les cellules préméiotiques, gêne l'observation du contenu cytoplasmique.

La répartition des plastes, dans les cellules sporogènes, suit, dans le temps, la même évolution que nous avons décrite dans les espèces de Mousses étudiées précédemment, en particulier les *Mnium*. Les plus jeunes cellules sporogènes observées contiennent quatre à six plastes de structure et de taille analogues à ceux des tissus voisins (pl. XII, fig. 3 et 4). Ils sont lenticulaires et paraissent homogènes. L'eau iodée révèle à l'intérieur de ces éléments un ou plusieurs grains d'amidon dont la forme sphérique est caractéristique des inclusions amylacées des *Sphagnum* (J. Eymé [1947]). Si l'observation vitale ne permet pas de mettre en évidence une structure au niveau de ces plastes, l'observation après fixation et coloration fait apparaître un ensemble de trabécules parallèles sidérophiles. Cette structure est analogue à celle déjà décrite sur les plastes foliaires de *Funaria*.

La multiplication des cellules sporogènes de *Sphagnum* est accompagnée d'une réduction du nombre des plastes; en même temps, leur *stroma* s'amincit et s'étale en une lame foliacée de grande surface. De même que chez les *Mnium* observés, l'amidon persiste dans ces plastes et s'accroît même sur chacun d'eux pendant tout le développement de la capsule (pl. XI, fig. 8 à 11). Lorsqu'il n'en subsiste plus qu'un seul par cellule, les granules d'amidon sont fréquemment disposés en ligne à la périphérie du plaste (pl. XI, fig. 9). Ils ont l'aspect de lentilles incluses dans le *stroma* plastidaire. Leur contour est arrondi lorsque le plaste est vu de face : ils apparaissent fusiformes quand ils sont vus de profil. De même que chez les *Mnium*, l'amidon persiste dans les quatre plastes de la cellule-mère des spores (pl. XI, fig. 1, 5 et 6). Le déroulement de la méiose, la maturation des spores ainsi que leur germination s'effectuent sans que l'amidon disparaisse. L'évolution du plastidome de la zone sporogène de *Sphagnum cymbifolium* présente donc une remarquable analogie avec celle observée chez *Mnium undulatum* et *Mnium rostratum*.

Nous avons observé *in vivo* la bipartition du plaste foliacé avant le déroulement de la mitose (pl. XII, fig. 5, 11 et 12). Le plaste s'allonge suivant un de ses diamètres, en un ruban large. Puis un rétrécissement de la région médiane donne au plaste l'aspect déjà décrit d'un sablier. Un étirement s'ensuit à ce niveau, et une zone intermédiaire effilée persiste plus ou moins longuement entre les deux plates-fils. La rupture du filament de jonction s'opère parfois tardivement, après la télophase, lorsque la nouvelle membrane sépare les cellules-filles. La disposition des plastes-fils, de part et d'autre du noyau, assure le passage de chacun d'eux dans une cellule-fille (pl. XII, fig. 6, 8, 9 et 10). Lors de la mitose hétérotypique, les pôles du fuseau achromatique sont situés dans les intervalles séparant deux plastes voisins (pl. XII, fig. 19). Par contre, durant la mitose homéotypique, les pôles des fuseaux sont coiffés par les plastes en calotte (pl. XII, fig. 15 et 16). Dans chaque tétraspore, le plaste foliacé devient discoïde, son diamètre régresse et, progressivement, il récupère la constitution globuleuse-lenticulaire des plastes des cellules sporogènes juvéniles (pl. XI, fig. 3).

Les différents liquides fixateurs utilisés (Nawaschine,

Regaud, Bouin-Hollande, Benda-Meves) conservent convenablement le plaste foliacé de *Sphagnum cymbifolium*. Après fixation mitochondriale et coloration à l'hématoxyline, il présente fréquemment à son pourtour un bourrelet plus intensément sidérophile. Les replis marginaux visibles sur le vivant et dus à la motilité du plaste dans le cytoplasme sont à l'origine de cette structure. Lorsque le plaste est vu de profil, il se présente uniquement sous forme d'un liseré chromophile. Les fixateurs à base d'acide acétique font apparaître sur le plaste une structure non discernable *in vivo*. Nous avons ainsi remarqué que des plastes foliacés présentent sur leur *stroma* un ensemble de filaments fortement sidérophiles, analogues à des fibrilles disposées côte à côte (pl. XII, fig. 7 et 17). Ces éléments ne sont jamais disposés d'une façon quelconque, mais sont sensiblement parallèles entre eux. Lorsque le plaste s'étire, ils sont toujours orientés dans le sens de la plus grande dimension du *stroma*. Il est évident qu'il s'agit là d'artefacts dus à la fixation, puisque les plastes apparaissent homogènes sur le vivant. Néanmoins, l'existence de ces structures visibles dans un grand nombre de préparations et orientées suivant un sens déterminé, révèle une organisation interne du *stroma* plastidaire que l'observation directe est incapable de déceler. Nous essaierons d'en dégager la signification dans les considérations générales qui suivent.

C. — Interprétation de ces observations

1° *Indépendance du plastidome dans les cellules sporogènes.*

Il résulte de nos observations sur de nombreuses espèces de Muscinées, que le plastidome existe en permanence dans les cellules sporogènes de la capsule [1]. Nous avons ainsi confirmé les résultats de Sapehin, de Melin et de Weier qui avaient déjà soutenu l'hypothèse d'une continuité des plastes pendant tout le développement de la zone sporogène. Nous n'avons jamais constaté, en effet, qu'ils fassent défaut à

(1) Dans le but de généraliser ces conclusions, nous avons étendu nos recherches aux capsules de plusieurs autres espèces telles que : *Tortula muralis* (L.) Hedw. (pl. VI), *Ceratodon purpureus* (L.) Brid., *Fissidens taxifolius* Hedw. (pl. VI), *Pogonatum aloides* P. B. (pl. IV), *Bryum* et *Hypnum* divers. L'évolution du plaste foliacé de ces plantes est du type *Catharinea*, *Funaria*, etc. Nous n'avons jamais constaté l'existence, chez ces espèces, de formations amylifères comme dans le cas des *Mnium* ou des *Sphagnum*.

certains stades de la sporogénèse. Aussi, l'opinion de Lewitzky, de Senjaninova ou de Motte, qui ont décrit certaines relations entre plastidome et chondriome, nous paraît insoutenable aujourd'hui. Nous avons suffisamment montré la difficulté d'interpréter certaines images données par les plastes après fixation pour qu'il soit nécessaire de revenir longuement sur cette question : les granulations, bâtonnets ou filaments flexueux décrits par ces derniers auteurs dans les préparations de cellules sporogènes sont, le plus souvent, des structures artificielles dues à la fixation. Certes, il faut remarquer que tous les organites sidérophiles visibles dans le cytoplasme ne doivent pas être attribués en totalité aux artefacts apparus sur les plastes. Nous verrons par la suite, qu'après emploi de fixations convenables, on peut, à côté des plastes plus ou moins bien conservés, mettre en évidence des mitochondries et, dans certaines conditions, des colloïdes vacuolaires précipités par l'agent fixateur. Mais nous n'avons jamais observé de dissociations de plastes, de formes intermédiaires entre plastes et chondriosomes, et encore moins de « corps mitochondriaux » constitués par le regroupement de formations hétérogènes qui aboutiraient à édifier de nouveaux plastes.

L'étude des cellules sporogènes des Muscinées conduit aux mêmes conclusions, émises par Scherrer (1914) sur les Hépatiques : le plastidome persiste, indépendant de tout autre formation cytoplasmique, pendant la multiplication des cellules sporogènes. La méiose se déroule dans la cellule-mère, en présence de quatre plastes. Chacun d'eux est à l'origine du plastidome du nouveau gamétophyte issu d'une tétraspore. D'autre part, il résulte, de différents travaux sur la cellule apicale (P. Dangeard et J. Eymé [1946]) et sur l'archégone des mousses (J. Eymé [1946 et 1947]), que les plastes restent constamment différenciés dans toutes les cellules du gamétophyte; leur taille ainsi que leur structure empêchent de les confondre avec les éléments du chondriome. C'est donc à l'ensemble du cycle végétatif des Muscinées que l'on peut étendre ces conclusions.

2° *Répartition des plastes dans les cellules sporogènes*

Nous avons indiqué, dans les descriptions qui précèdent, que les premières divisions des cellules sporogènes sont accom-

pagnées d'une réduction du nombre des plastes : en même temps, ces plastes passent de l'état globuleux-lenticulaire à l'état foliacé. Il y a ainsi extension de la surface par accroissement du diamètre et amincissement du *stroma*. Le déroulement de ces phénomènes ne fut généralement pas analysé en détail par les auteurs dont nous avons résumé les travaux. Aussi, essaierons-nous maintenant d'en dégager la signification.

Nous ne pensons pas, comme l'indique E. Melin pour *Sphagnum squarrosum*, que les plastes cessent de se diviser tandis que les premières cellules sporogènes se multiplient. Dans tous les cas observés, nous avons indiqué, à ce moment, l'existence de bipartitions plastidaires. Cependant, celles-ci s'effectuent avec un certain retard sur le déroulement des mitoses. Afin d'expliquer ce décalage qui aboutit rapidement à ne laisser subsister qu'un seul plaste par cellule, nous avons été conduit à émettre diverses hypothèses. Le déroulement des mitoses est-il plus rapide dans le tissu sporogène que dans tout autre tissu ? Ou bien la bipartition des plastes se trouve-t-elle momentanément freinée ? Il ne nous est pas possible de résoudre pour le moment cette alternative. Nous ferons cependant remarquer que les modifications subies par le plastidome paraissent liées à l'état du cytoplasme. Nous avons souligné la réfringence particulière des cellules sporogènes due à la densité du cytoplasme. De plus, contrairement aux parenchymes voisins de la capsule, dont le contenu vacuolaire se dilue peu à peu, les cellules sporogènes sont soumises à une déshydratation intense; leur contenu vacuolaire se concentre, tout comme l'aleurone, dans les tissus d'une graine en voie de maturation. Il est donc possible qu'un facteur, d'origine inconnue, déclenche dans les premières cellules sporogènes un ensemble de modifications cytoplasmiques. La déshydratation du contenu vacuolaire et l'expansion en surface des plastes seraient les premiers signes de ces modifications. Une sorte d'équilibre entre la surface des plastes et le volume du cytoplasme devant être réalisé, il s'ensuivrait une réduction du nombre de ces éléments en raison de l'accroissement considérable de surface du plaste foliacé.

L'acquisition d'une structure cellulaire à plaste unique, telle qu'elle se présente dans la zone sporogène, nous suggère,

d'autre part, un rapprochement avec l'évolution du plastidome dans divers groupes végétaux. Nous sommes ainsi amené à nous demander si les faits révélés par l'étude du développement ontogénique des Muscinées, ne seraient pas indicatifs de leur évolution phylogenique. Divers auteurs ont émis bien avant nous cette hypothèse. Scherrer considère, notamment chez les Hépatiques, que le type cellulaire à plaste unique est primitif. Par conséquent, les diverses espèces d'*Anthoceros* seraient phylogénétiquement les plus âgées parmi les Bryophytes. Schimper [1] pense que « nous pouvons supposer qu'à l'origine chaque cellule n'avait qu'un seul volumineux chromatophore. La division de celui-ci en plusieurs morceaux s'est effectuée plus ou moins tard. Nous voyons encore cette division s'effectuer dans certains groupes de passage pendant le processus normal du développement. Par contre, nous ne voyons nulle part le groupement de petits chromatophores en un chromatophore unique ». Plus récemment, l'appareil plastidaire des Algues vertes fut étudié par Chadefaud (1935). Chez ces végétaux, les plastes sont très diversifiés. Certaines espèces présentent un plaste unique et continu par cellule : c'est l'état « archéoplastidié » considéré par l'auteur comme primitif. D'autres ont, au contraire, un plastidome morcelé en plastes typiques; c'est l'état « méta ou néoplastidié ». C'est à ce type que Chadefaud rattache les Plantes supérieures.

Si on adopte les conclusions de ces différents auteurs, il apparaît donc, au moins chez les Algues et les Bryophytes, que les espèces possédant un plaste foliacé dans leurs cellules végétatives sont les plus primitives. Par contre, les espèces possédant de nombreux plastes individualisés, sont plus évoluées. Les Mousses, en particulier, appartiennent au type « mésoplastidié » de Chadefaud. Contrairement aux Phanérogames, la différenciation des plastes dans les cellules sporogènes aboutirait, non plus à une régression de taille, mais à l'acquisition du type archéoplastidié. Cette évolution ferait ainsi réapparaître un caractère ancestral ou juvénile rencontré seulement aujourd'hui dans les cellules végétatives d'*Anthoceros*. Et si, comme certains biologistes le veulent,

(1) D'après E. Melin (1915).

l'évolution ontogénique récapitule plus ou moins la phylogénie, l'apparition des plastes foliacés durant le développement de la capsule des Muscinées viendrait à l'appui de l'hypothèse qui voit l'origine des Bryophytes dans des Chlorophycées primitives.

3° *Structure du plaste foliacé*

Les plastes foliacés de la zone sporogène étant issus de plastes globuleux lenticulaires, il est intéressant de rechercher quelle est la nature des modifications de structure subies par ces éléments. En ce qui concerne la constitution intime des plastes globuleux lenticulaires, nous nous sommes rallié à l'hypothèse de la structure fibrillaire soutenue par divers cytologistes. Est-il possible, en fonction de cette hypothèse, d'interpréter la structure du plaste foliacé ?

Au cours des premières divisions des cellules sporogènes, le plaste lenticulaire s'amincit et sa surface s'accroît. On constate ainsi une disparition progressive des *grana*. L'atténuation de la structure granulaire se manifeste plus ou moins tôt suivant les espèces; chez *Catharinea* et *Mnium*, par exemple, elle est précoce, tandis que chez *Bryum capillare* elle est beaucoup plus tardive. Mais quelles que soient les variations spécifiques constatées, le résultat est le même partout : les *grana* diminuent peu à peu de taille et disparaissent définitivement. Il n'en subsiste jamais sur les plastes foliacés vivants ou fixés. Or, si l'on considère les *grana* des plastes de cellules végétatives comme des nodosités dues à l'état contracté des fibrilles élémentaires, leur disparition permet de supposer qu'il y a extension de ces fibrilles et uniformisation de leur diamètre sur tout leur trajet. L'accroissement du diamètre du *stroma* milite d'ailleurs en faveur de cette hypothèse. Elle ne suffit pas, cependant, à expliquer un accroissement si considérable de la surface du plaste. Il est vraisemblable que les fibrilles élémentaires du plaste lenticulaire parcourent des lignes hélicoïdales et se groupent en écheveau compact. Dans le plaste foliacé, elles s'étalent au contraire côte à côte sur un seul plan. Leur disposition en une seule couche expliquerait alors la morphologie amincie du plaste foliacé.

Cette conception, fondée sur l'interprétation d'observations

vitales, se trouve singulièrement renforcée par l'observation de diverses préparations fixées. Nous avons signalé plus haut l'apparition de structures artificielles au niveau des plastes après fixation. Il semble que la fixation révèle, en les accentuant, des formations normalement invisibles sur le vivant. Nous avons ainsi observé, lorsque l'agent fixateur contient de l'acide acétique, l'apparition, à la place du *stroma,* de lignes onduleuses très sidérophiles, d'un calibre sensiblement régulier et orientées parallèlement côte à côte. Ces filaments représentent, à notre avis, les fibrilles élémentaires contractées, normalement invisibles sur le vivant et révélées après fixation brutale par l'acide acétique. Les fixations mitochondriales font également apparaître des trabécules sidérophiles, moins nombreux et d'une orientation assez variable, à l'emplacement du *stroma* plastidaire. Il s'agit vraisemblablement d'ensembles de fibrilles groupées par coalescence sous l'influence du fixateur.

Certaines figures d'altération, visibles *in vivo,* révèlent la même structure intime du plaste foliacé. Nous avons noté plus haut la fragilité de cet élément dans les coupes des capsules. Sous l'influence d'une légère lésion provoquée sur une cellule sporogène (pression de la lamelle par exemple), le plaste réagit invariablement de la même façon : il se rétracte immédiatement et prend l'aspect d'un corps ovoïde, sillonné de trabécules enlacés suivant des trajets hélicoïdaux [1]. L'ensemble rappelle, à s'y méprendre, l'état fibrillaire de certains plastes lenticulaires déjà décrits *(cf.* première partie).

En résumé, l'étude du plaste globuleux lenticulaire et du plaste foliacé met en évidence l'existence dans leur *stroma* des mêmes éléments fibrillaires. L'état d'extension et l'agencement des fibrilles élémentaires varient et, en définitive, sont responsables de la structure respective de ces plastes. Dans un cas, les fibrilles élémentaires granuleuses se présentent avec leur maximum de raccourcissement et s'enlacent suivant les trajets hélicoïdaux; dans l'autre, les éléments du même système sont étirés et déployés côte à côte. Le système est

(1) De Rezende Pinto (1952) a observé un phénomène analogue sur les chromatophores de *Spirogyra;* soumis à une légère altération mécanique, ils révèlent une structure fibrillaire et sont ainsi favorables à l'observation des *chloroplastonema.*

ainsi maintenu en équilibre tant que se succèdent les mitoses dans la zone sporogène. Le passage du premier état au second s'effectue sous l'influence de conditions intrinsèques siégeant vraisemblablement dans le cytoplasme. La réversibilité du système se manifeste lorsque cessent ces conditions; en effet, après la méiose, le plaste foliacé récupère une structure analogue à celle d'un plaste de cellule sporophytique jeune.

4° *Les conceptions de Weier sur la constitution du plastidome dans les cellules sporogènes*

A la suite de cette étude critique du plastidome des cellules sporogènes de Muscinées, nous sommes amené à préciser notre opinion vis-à-vis des conceptions de Weier. Cet auteur eut le mérite de confirmer les anciennes observations de Sapehin; cependant, son attachement trop exclusif à des techniques histologiques impropres à la cellule végétale est à l'origine d'hypothèses qui ne semblent plus pouvoir être retenues.

Il ressort de nos observations que le plaste foliacé est un élément homogène, mince, de grande surface et conservant une faible teinte chlorophyllienne. Or, pour Weier, « les cellules archésporiales contiennent des plastes caractérisés par une structure double » : un *plastonema,* qui présente une structure filamenteuse, réduite parfois à une seule ligne en forme de fer à cheval et fortement sidérophile, et, d'autre part, un *plastosome* : « c'est une mince pellicule, un peu plus dense que le cytoplasme duquel elle est toujours nettement délimitée ». Dans ses travaux ultérieurs, Weier ne semble pas avoir conservé cette manière de voir. Ainsi qu'on a pu s'en rendre compte, elle est fondée sur l'observation de structures artificielles provoquées par les fixateurs.

Weier, visiblement influencé par les idées de Bowen sur l'appareil de Golgi, fut amené à rechercher « la signification de la forme spéciale du Golgi assumée par le plaste durant la sporogénèse ».

La ressemblance morphologique et structurale des plastes en calotte des cellules sporogènes avec les corps de Golgi autorise l'auteur à rapprocher les deux formations. Dans la cellule-mère des tétraspores, « la formation plastidaire la plus frappante... est celle d'un réseau assez fibreux qui rappelle le corps de Golgi réticulaire des cellules sécrétrices ». De

plus, l'auteur pensa que le plaste des cellules sporogènes joue ici un rôle spécial analogue à celui du Golgi dans la cellule animale. Il élabore quelque substance autre que l'amidon, mais susceptible d'être utilisée par la cellule elle-même ou par les cellules voisines.

Ces conceptions de Weier ne peuvent être acceptées sans une sérieuse réserve. L'étude détaillée de la structure du plaste nous empêche d'assimiler cet élément, à n'importe quel moment de son évolution, à un dictyosome. Nos observations prouvent, au contraire, que le plaste foliacé est un vrai plaste qu'il faudrait plutôt comparer au chromatophore de certaines Chlorophycées. Nous ne pouvons, d'autre part, accepter l'homologie entre le corps de Golgi et le plaste foliacé, sous prétexte qu'il posséderait comme lui un pouvoir sécréteur énigmatique. Nos observations, étendues à de très nombreuses espèces, prouvent au contraire que, dans certains cas, le plaste foliacé est capable de synthétiser de l'amidon *(Mnium* et *Sphagnum)*; cette propriété est dévolue uniquement aux seuls plastes végétaux.

L'étude des cellules sporogènes ne nous paraît donc pas suffisante pour identifier les plastes avec les corps de Golgi; certaines descriptions de Weier ne peuvent d'ailleurs être retenues. Doit-on pour cela abandonner l'hypothèse d'une analogie entre plastidome de la cellule végétale et appareil de Golgi de certaines cellules animales ? Il semble, au contraire, que de sérieuses raisons militent en faveur d'un rapprochement entre ces deux formations (P. Dangeard : Cytologie végétale, 1947). L'étude du Golgi de Protistes ou de cellules animales montre que les dictyosomes se comportent fréquemment comme des plastes. Nous ne pouvons qu'entrevoir ici ces analogies dont la considération sortirait du cadre de ce travail.

II. — LE CHONDRIOME

Les différents travaux que nous avons déjà cités renseignent très imparfaitement sur l'état du chondriome dans les cellules sporogènes. La nécessité d'utiliser des fixateurs qui conservent les mitochondries rend délicate l'interprétation des images

obtenues et explique les divergences de vue des auteurs qui ont poursuivi cette étude. C'est ainsi que Sapehin, qui fit une étude si précise du plaste pendant la sporogénèse, employa des fixateurs qui désorganisent le chondriome. Les résultats qu'il expose dans ce domaine ne peuvent donc être retenus. D'autre part, l'augmentation considérable des mitochondries décrite par lui dans la cellule-mère permet de penser que Sapehin confondit à ce stade les mitochondries avec les granulations lipidiques.

Senjaninova et Motte décrivirent, nous l'avons vu, dans les cellules sporogènes, un chondriome homogène dont les éléments dériveraient du plastidome par dégénérescence ou fragmentation. Nous avons discuté cette manière de voir dans le chapitre précédent. Mais il faut reconnaître que, parmi les organites observés par ces auteurs, il subsiste certainement des granulations mitochondriales indépendantes des artefacts provoqués par la fixation des plastes. On ne peut cependant s'appuyer sur les figures qui accompagnent ces travaux pour se faire une idée du chondriome dans les cellules sporogènes.

Les études de Weier, qui porta principalement son attention sur l'évolution des plastes, n'ont également qu'un intérêt historique et ne font nullement progresser la question du chondriome des cellules sporogènes. Dans l'exposé de ses recherches, Weier ne cache d'ailleurs pas son scepticisme vis-à-vis de l'existence constante du chondriome dans les cellules végétales, et il le considère plutôt comme « un stade de développement de certains produits cellulaires ». Cet auteur a bien observé de nombreuses granulations au niveau des plastes des cellules-mères de tétraspores, mais cette structure, assez mal définie pendant la méiose, appartiendrait au plaste et serait due à une fragmentation du *stroma*. La condensation de ces éléments s'effectuerait après la méiose et serait à l'origine des plastes visibles dans les tétraspores.

Nous ne possédions donc aucune donnée bien établie sur le chondriome lorsque cette étude fut entreprise. Or, il résulte de l'ensemble de nos recherches, qu'un chondriome est toujours présent dans toutes les cellules de la zone sporogène, ainsi qu'après la méiose, dans les jeunes tétraspores. C'est

dire que cette formation persiste, indépendante du plastidome, pendant toute la génération sporophytique.

L'étude dont nous allons maintenant exposer les résultats présente certaines difficultés que nous mentionnerons au préalable. L'observation du plaste foliacé, et en particulier de sa structure *in vivo,* doit nécessairement précéder l'examen du chondriome. Nous avons donné suffisamment de détails sur l'apparition de structures artificielles pour qu'il soit superflu d'y revenir ici. D'autre part, l'étude du chondriome des dernières générations cellulaires doit être effectuée parallèlement à celle des granules lipidiques. En effet, dans les jeunes cellules sporogènes, et durant la période d'intense multiplication cellulaire, les mitochondries restent invisibles *in vivo* et ne réduisent pas l'acide osmique. Au contraire, dans les cellules-mères de tétraspores, elles apparaissent vitalement avec une réfringence particulière : elles réduisent l'acide osmique et des lipides apparaissent à leur place. Le nombre des chondriosomes diminue considérablement, et il est vraisemblable que les lipides ainsi démasqués au niveau d'éléments du chondriome sont à l'origine des inclusions osmiophiles de la spore mûre. Nous étudierons donc le chondriome dans les cellules sporogènes en voie de multiplication. Après quoi, nous décrirons ses transformations avant et après la méiose, dans les cellules-mères, et dans les tétraspores.

A. — Le chondriome dans les cellules sporogènes, a l'exception des cellules-mères de tétraspores

Le chondriome présente, pour chaque espèce, une grande homogénéité de constitution depuis les initiales sporogènes d'un sporogone filiforme jusqu'aux cellules sporogènes d'une capsule adulte. Quelques variations ayant été constatées d'une espèce à l'autre, les principaux types de chondriome rencontrés seront maintenant examinés. Chez *Catharinea undulata* (pl. III, fig. 6, 7 et 8), des éléments granuleux associés à de courts bâtonnets persistent pendant tout le développement de la zone sporogène. A la fin de chaque interphase, lorsque le plaste foliacé est divisé en deux plastes-fils, des chondriocontes plus allongés se mêlent à ces éléments. Il ne semble pas qu'ils persistent pendant le déroulement de la mitose où

ce sont les éléments courts qui dominent. Ces mitochondries sont généralement réparties dans l'ensemble du cytoplasme : cependant, après division du noyau, elles sont alignées en files orientées parallèlement aux fibres fusoriales. Dans les cellules sporogènes de *Catharinea undulata,* des chondriosomes punctiformes de taille identique sont fréquemment groupés par deux, côte à côte, dans le cytoplasme. On peut supposer qu'ils sont issus de la bipartition d'un seul élément. Mais l'absence de figures typiques de division ne nous permet pas d'être affirmatif sur ce point.

Le chondriome de *Funaria hygrometrica* a été également étudié pendant toute l'évolution du tissu sporogène; ses éléments offrent plus de variété que ceux de l'espèce précédente. Dans les jeunes cellules à plastes lenticulaires, il est constitué, comme chez *Catharinea,* de chondriosomes courts (granulations et très petits bâtonnets). Dans les cellules adultes à un seul plaste foliacé, le chondriome est plus varié et plus abondant (pl. VI, fig. 1 à 5); les éléments précédents persistent, mais sont associés à des chondriocontes, droits ou flexueux plus ou moins allongés. Ces derniers présentent souvent à une de leurs extrémités, ou en un point quelconque de leur corps, une petite vésicule. Après fixation Regaud et coloration à l'hématoxyline, l'intérieur de cette vésicule reste incolore; son pourtour seul, présentant l'aspect d'un liseré, se montre sidérophile. Des vésicules de même taille, indépendantes de tout chondrioconte, sont également présentes dans le cytoplasme. Dans ce cas, il semble qu'elles prennent naissance au sein de mitochondries punctiformes (fig. 1 à 4).

L'existence de vésicules non sidérophiles à l'intérieur des chondriosomes de *Funaria* n'est pas un fait exceptionnel. Des exemples de structure analogue ont été signalés par de nombreux cytologistes dans des tissus végétaux très variés. Il ne semble pas, d'autre part, qu'elles constituent des artefacts dus à la fixation. Leur contenu représente peut-être un granule de sécrétion; mais la non-réduction de l'acide osmique à leur niveau exclut l'hypothèse d'inclusions lipidiques à l'intérieur des chondriosomes. Il est possible également que la présence de ces vésicules soit liée à l'activité métabolique de la cellule. S'il est vrai, comme le suggèrent certains auteurs, que les mitochondries n'ont qu'une existence éphémère dans

le cytoplasme, ces vésicules sont peut-être dues à une cavulation non accidentelle mais normale.

La constitution du chondriome offre plus de variété chez les espèces d'Hypnacées étudiées. Dans la zone sporogène de *Eurhynchium striatum* (pl. VI, fig. 6 et 9), ce sont des éléments flexueux très allongés qui dominent; en moindre importance, des bâtonnets plus courts et des granulations leur sont associés. La densité de répartition de toutes ces formations auxquelles s'ajoutent les trabécules apparus artificiellement à la place du *stroma* plastidaire, rend difficile l'étude du contenu de ces cellules.

Le chondriome de la zone sporogène de *Homalothecium sericeum* (pl. VIII) présente une plus grande diversité de structure. Dans des cellules sporogènes de capsules très jeunes, il est extrêmement divisé et constitué de minuscules granulations réparties dans tout le cytoplasme. Dans les capsules adultes, l'assortiment des mitochondries est assez homogène pour une cellule donnée. Tantôt on constate uniquement la présence de grains et de petits bâtonnets à l'exclusion de tout chondrioconte (fig. 1); ailleurs, au contraire, ce sont des éléments allongés et flexueux qui dominent, mêlés à quelques bâtonnets, les uns et les autres étant dépourvus de vésicules incolores (fig. 3, 4 et 5). Parfois les filaments mitochondriaux sont complexes et présentent des ramifications latérales. Dans d'autres cas, ce sont des mitochondries de taille moyenne qui portent des vésicules non sidérophiles, analogues à celles décrites chez *Funaria* (fig. 2).

L'état évolutif de chaque cellule sporogène nous paraît responsable, chez *Homalothecium sericeum*, de l'homogénéité remarquable de son chondriome. C'est ainsi que, dans une cellule dont le noyau est en mitose ou vient de se diviser depuis très peu de temps, le chondriome est très fragmenté (petits bâtonnets et granulations orientés généralement en files parallèles au fuseau). Dans une cellule en interphase dont le plaste est en voie de bipartition, ce sont les chondriocontes porteurs de vésicules incolores qui dominent. Les cellules plus âgées, qui ont deux plastes foliacés, possèdent avant une nouvelle mitose les filaments mitochondriaux les plus allongés et les plus ramifiés. La structure du chondriome paraît donc extrêmement labile dans la zone sporogène et

dépendante de l'activité métabolique de chaque cellule. Ces conclusions ne présentent en elles-mêmes rien d'exceptionnel et confirment seulement les observations pratiquées sur les tissus les plus variés.

Le chondriome des cellules sporogènes de *Mnium undulatum* et *Mnium rostratum*, ainsi que de *Sphagnum cymbifolium*, n'offre aucune particularité intéressante. Chez ces espèces à différents états de développement, nous avons mis uniquement en évidence des mitochondries de petite taille. Tout autre élément semble très rare, et nous n'avons pu constater la variété des structures décrites précédemment (pl. X, fig. 11; pl. XI, fig. 18; pl. XII, fig. 5, 6, 8 et 14). Les granulations mitochondriales sont fréquemment réparties dans le cytoplasme, en alignements moniliformes, comme chez *Catharinea undulata* (pl. XII, fig. 5 et 6). Le phénomène est visible en particulier lorsque le plaste foliacé s'étire et se divise en deux éléments qui se placent de part et d'autre du noyau. Cette disposition régulière des mitochondries est donc l'indice d'une orientation des micelles colloïdales du cytoplasme qui se manifeste avant même l'apparition du fuseau achromatique.

Il résulte donc de l'ensemble de ces recherches qu'un chondriome indépendant peut être mis en évidence dans toutes les générations cellulaires de la zone sporogène. Il est constitué d'éléments variés, répartis dans l'ensemble du cytoplasme, et analogues à ceux décrits dans les autres tissus végétaux. Les cellules-mères de tétraspores ont été exclues de cette étude. Le chondriome est transmis, néanmoins, à ces cellules au cours des mitoses ultimes. Mais il subit, à ce moment, des modifications si profondes qu'une étude particulière de son évolution nous a paru nécessaire.

B. — Le chondriome dans les cellules-mères de tétraspores

Le chondriome subit dans les cellules-mères de tétraspores un ensemble de modifications, communes à toutes les espèces étudiées jusqu'ici, à l'exception de *Mnium undulatum*, *Mnium rostratum* et *Sphagnum cymbifolium*. Nous les décrirons donc dans leur généralité, sauf chez ces dernières espèces sur lesquelles nous reviendrons plus tard.

Quelle que soit la constitution du chondriome observé dans les cellules sporogènes appartenant aux générations cellulaires précédentes, on constate une remarquable identité de constitution dès que l'on se trouve en présence des cellules-mères de tétraspores. Dès avant la réduction chromatique, en effet, les mitochondries sont réduites à l'état de granules punctiformes. Ce fait est général malgré les différences de taille ou de forme des éléments mitochondriaux dans les cellules antérieures. Il y a donc pour certaines espèces (*Homalothecium sericeum, Funaria hygrometrica*, etc.) disparition ou fragmentation des chondriocontes allongés et accroissement du nombre des mitochondries granulaires.

Ce phénomène de granulisation est accompagné d'une orientation particulière des mitochondries. Avant constitution des cellules-mères, le chondriome est réparti dans toutes les régions du cytoplasme; les mitochondries granuleuses des cellules-mères se rassemblent au contraire au voisinage immédiat des plastes foliacés. Elles constituent sur toute leur surface une mince couche uniforme de grains sidérophiles. Nous avons comparé cette disposition à la polarisation des grains de limaille autour d'une surface aimantée (J. Eymé [1948]). Ces mitochondries punctiformes sont visibles *in vivo* et sont plus réfringentes que le cytoplasme. Elles sont bien conservées par le liquide de Regaud (pl. IV, VIII et IX).

Le groupement des mitochondries autour des plastes foliacés peut laisser croire qu'elles font partie de sa structure, comme les *grana* à la surface d'un plaste lenticulaire. C'est à cette conception que se rallient plusieurs auteurs dont nous avons analysé les travaux; Weier, entre autres, pense qu'elles font partie du *stroma* plastidaire fragmenté. Nous ne pouvons partager cette opinion, car l'évolution du chondriome dans toutes les cellules sporogènes, puis dans les cellules-mères, ne laisse aucun doute sur ce point : le chondriome se granulise avant la méiose et constitue simultanément un revêtement dense à la surface des plastes foliacés. Lorsque ceux-ci se divisent et donnent naissance aux quatre plastes présents au moment de la réduction chromatique, les mitochondries les accompagnent (pl. IX, fig. 9 et 10). Elles adhèrent encore aux plastes en calotte disposés au sommet d'un tétraèdre dans la cellule-mère, et se groupent en particulier sur la face

convexe de ces plastes. Elles sont ainsi visibles *in vivo* aux sommets des fuseaux achromatiques de la méiose. Après le cloisonnement, chaque lot de chondriosomes est transmis à la tétraspore correspondante (pl. IV, fig. 4 et 5). Là, ils restent un certain temps groupés autour des plastes, puis se dispersent dans l'ensemble du cytoplasme de la spore en voie de maturation (pl. IV, fig. 15), où leur nombre diminue peu à peu. Ainsi, dans chaque tétraspore, le chondriome est peu abondant et uniquement représenté par un petit nombre de granulations sidérophiles.

La description précédente s'appuie sur l'observation de préparations de matériel vivant, ou fixé au Regaud et coloré par l'hématoxyline. L'évolution du chondriome des cellules sporogènes a été également suivie sur des capsules traitées par l'acide osmique (solutions de Flemming, fort ou faible, de Benda-Meves, de Champy). L'étude comparative des résultats obtenus à l'aide de ces différentes méthodes a permis de se rendre compte du phénomène suivant : alors que les mitochondries des cellules sporogènes ne réduisent pas l'acide osmique, la granulisation du chondriome dans les cellules-mères s'effectue simultanément avec l'apparition de grains osmio-réducteurs intracytoplasmiques. Les chondriosomes sidérophiles et les granulations foncées d'osmium métallique sont rigoureusement superposables. Leur taille est identique, de même que leur disposition, à la surface des plastes foliacés. La densité des deux formations paraît également la même. En conséquence, l'observation de nombreuses cellules appartenant à des espèces variées, nous autorise à penser que les granules mis en évidence par le liquide de Regaud et ceux réduisant l'acide osmique, sont de nature identique ; ils appartiennent au chondriome qui manifeste vis-à-vis de l'acide osmique des propriétés qui n'apparaissaient pas avant la constitution des cellules-mères (*cf.* les exemples relatifs aux espèces suivantes : *Catharinea undulata* [pl. IV, fig. 7], *Homalothecium sericeum* [pl. VIII, fig. 7 et 8], *Pseudoscleropodium purum* [pl. VIII, fig. 15 et 20]).

La généralité du phénomène que nous venons de décrire nous incite à émettre une hypothèse sur l'origine des modifications subies par le chondriome dans les cellules-mères. On sait que l'acide osmique est réduit, dans les cellules végé-

tales, par différentes inclusions lipoïdiques (lipides proprement dits, résines, etc.) ; l'osmium métallique se dépose à leur niveau. L'emploi de l'acide osmique permet de suivre notamment la genèse des lipides dans des parenchymes (albumen ou cotylédons de graines, points végétatifs). Nous l'avons utilisé pour étudier l'évolution des globules gras dans les spores des Muscinées (J. Eymé [1947]). Or, dans l'ensemble des espèces citées (sauf *Mnium undulatum*, *Mnium rostratum* et *Sphagnum cymbifolium*), les lipides commencent à apparaître dans les cellules-mères avant la méiose. Les granulations que nous avons assimilées au chondriome sont les premières qui réduisent l'acide osmique. Leur confluence en globules de plus en plus volumineux est à l'origine des inclusions lipidiques des spores. Il est donc vraisemblable que la granulisation des mitochondries s'accompagne d'une modification importante de leur structure intime. L'altération de leur constitution physico-chimique doit être la cause de leurs propriétés nouvelles. Tout se passe comme si cette granulisation était le signe d'un démasquage des lipides au niveau des cénapses lipoprotéiques du chondriome. Cette modification profonde de leur constitution doit s'effectuer progressivement puisque pendant un certain temps les chondriosomes sont à la fois sidérophiles (après fixation Regaud et post-chromisation) et osmio-réducteurs (après Meves ou Champy). Il est possible que cette altération n'atteigne qu'une fraction du chondriome. En effet, malgré l'accumulation des lipides pendant la méiose, une partie des mitochondries subsiste et se transmet à chaque tétraspore sous forme de grains sidérophiles.

Discussion de ces résultats

Les observations que nous rapportons doivent être rapprochées des faits observés par différents auteurs sur l'assise sporogène des végétaux vasculaires. La plupart des travaux qui se rapportent au chondriome de cette région sont résumés dans la thèse de M^lle^ Py qui a étudié divers Cryptogames vasculaires et Phanérogames. Nous ne donnerons ici qu'un bref aperçu de ces recherches.

Chez diverses Plantes vasculaires, le chondriome des cellules sporogènes est constitué d'éléments courts ou allongés, mais assez épais. Avant la méiose, ce chondriome manifeste une tendance à la granulisation; ce caractère persiste durant la réduction chromatique. De plus, les divers éléments de ce chondriome s'agglomèrent autour de chaque figure de division. Ces groupements denses de granules sidérophiles constituent les « manchons » ou « manteaux mitochondriaux » décrits par divers auteurs, principalement chez les Dicotylédones (Devisé [1922], Wagner [1927]). Lewitzky (1925) pensa que, chez *Equisetum palustre*, l'ensemble des chondriosomes ainsi rassemblés constitue une formation nouvelle analogue à un chromatophore. Il semble bien que cette hypothèse ne puisse être retenue. Pour M^lle^ Py, la condensation du chondriome en groupes compacts ne doit pas être considérée comme une structure vitale, mais résulte plutôt de l'action des fixateurs. D'importantes modifications de structure des mitochondries seraient à l'origine de leur tassement.

La similitude de comportement des mitochondries dans l'assise sporogène des Plantes vasculaires et dans les cellules-mères de tétraspores des Muscinées est frappante. Dans les deux cas, on constate une fragmentation du chondriome en granules ténus; ceci fut mentionné dès 1921 par Emberger au cours de ses recherches sur *Equisetum limosum*. D'autre part, de nombreux auteurs signalent l'agglutination de ces éléments autour des pôles méiotiques; il en est de même chez les Muscinées où chaque pôle fusorial est lui-même revêtu d'un plaste en cupule. Nous ne pouvons cependant adhérer à l'opinion de certains cytologistes qui attribuent leur groupement à des modifications artificielles dues à la fixation. Il faut souligner, en effet, qu'ici, dans les cellules-mères des spores et jusqu'à après la méiose, les mitochondries se groupent à la surface des plastes vivants, où il est facile de les observer grâce à leur réfringence particulière.

En définitive, la structure particulière du chondriome des cellules-mères de tétraspores ne paraît pas due, chez les Muscinées, à des conditions artificielles. Elle nous semble conditionnée, au contraire, par l'activité métabolique particulière de ces cellules après la dernière mitose. Nous pensons notamment que les modifications considérables dont la

cellule-mère est le siège, aboutissent non seulement au déclenchement de la méiose, mais aussi à une altération de structure du chondriome (granulisation, démasquage progressif des lipides). Quant au groupement des granules mitochondriaux, il résulte, à notre avis, d'une activité cinétique propre au cytoplasme. Elle paraît du même ordre que celle que nous avons signalée avant chaque mitose, où les plastes se disposent à l'emplacement des pôles du futur fuseau. A cette activité cinétique est lié l'agencement des plastes aux sommets d'un tétraèdre régulier au sein de la cellule-mère.

III. — LES INCLUSIONS LIPIDIQUES

A. — Les inclusions lipidiques dans la zone sporogène, a l'exception des « Mnium » et « Sphagnum »

Ainsi que nous l'avons indiqué à propos du chondriome des cellules-mères, nous avons étudié la genèse des lipides dans la zone sporogène, à l'aide des fixateurs osmiques. Ces résultats ont été contrôlés par l'observation vitale. L'emploi du Rouge Soudan III en solution alcoolique s'est révélé d'un emploi plus délicat. Dans toutes les espèces étudiées (à l'exception des *Mnium* et de *Sphagnum cymbifolium)* il n'y a pas de lipides dans le cytoplasme tant que les cellules sporogènes se multiplient. Cette règle ne souffre que de très rares exceptions; c'est ainsi qu'on peut mettre quelquefois en évidence de petits granules osmio-réducteurs, dont l'existence est certainement transitoire, car ils ne donnent lieu à aucune accumulation importante.

Il n'en est pas de même dans les cellules-mères de tétraspores où les granules osmiophiles constituent une véritable « formation » à laquelle nous avons fait allusion dans le chapitre consacré au chondriome. De multiples granules, superposables aux mitochondries punctiformes, apparaissent groupés à la surface du plaste foliacé (pl. IV, VIII et IX).

Celui-ci se subdivisant deux fois de suite, ces granules osmiophiles sont répartis en quatre groupes qui accompagnent les plastes des tétraspores. Ils fusionnent de proche en proche et constituent des inclusions sphériques de plus en plus volu-

mineuses. Leur réfringence permet de les distinguer *in vivo* pendant la méiose, puis dans les tétraspores. Elles ont été remarquées depuis fort longtemps dans les spores mûres de diverses espèces; leur présence semble générale chez toutes les Muscinées. Néanmoins, les ornementations de la membrane et l'accumulation des chloroplastes empêchent souvent de les distinguer nettement.

Nous avons émis une hypothèse au sujet de l'origine des premières formations lipidiques des cellules-mères. L'analogie des structures obtenues après fixation Regaud ou après emploi d'acide osmique, nous a fait supposer que les lipides du chondriome se trouvaient démasqués des cénapses lipoprotéiques en fin d'évolution des cellules sporogènes. Ce phénomène serait tout à fait analogue à la lipophanérose, décrite depuis longtemps dans les tissus végétaux et étudiée en détail par Ciaccio. Qu'elle soit d'origine pathologique ou physiologique, la lipophanérose consiste en une apparition de substances lipidiques préalablement masquées dans le cytoplasme, les plastes, les mitochondries ou dans des inclusions intravacuolaires. Il est vraisemblable que l'accumulation des lipides dans des organes de réserve résulte d'un processus analogue. Dans les spores des Muscinées, la lipophanérose se manifeste d'abord au niveau du chondriome, mais ne paraît pas limitée à cet appareil. En effet, le démasquage des lipides au niveau du chondriome seul ne suffirait pas à expliquer l'abondance des lipides de la spore (pl. IV, fig. 13, 17 et 18). Une fraction du chondriome est d'ailleurs conservée dans chaque tétraspore. Il faut donc supposer que les lipides tirent en partie leur origine du cytoplasme pendant la maturation des tétraspores.

B. — Les inclusions lipidiques chez « Mnium undulatum » L., « Mnium rostratum » Schrad. et « Sphagnum cymbifolium » Ehrh.

Contrairement aux autres Muscinées précédemment étudiées, les cellules sporogènes des *Mnium* et *Sphagnum* possèdent à tous les stades de développement des inclusions lipidiques. Le métabolisme de ces cellules est donc bien particulier, puisque c'est à ces mêmes espèces qu'appartien-

nent les plastes foliacés chez lesquels nous avons décrit de l'amidon.

Chez *Mnium rostratum*, par exemple, des granules réfringents sphériques apparaissent dès les plus jeunes stades de la sporogénèse. On les étudie plus commodément après fixation osmique (pl. XI, fig. 12 et 16). Leur taille est sensiblement homogène pendant la durée du développement du sporogone. Leur accumulation est progressive durant la maturation; la proportion des lipides dans la spore mûre reste à peu près équivalente à ce qu'elle était chez les autres Muscinées. Ces granules sont situés en des régions quelconques du cytoplasme et ne sont jamais polarisés à la surface des plastes.

L'étude des lipides dans la zone sporogène de *Sphagnum cymbifolium* montre une évolution sensiblement analogue. Seule la proportion des inclusions varie. Dans une capsule encore très jeune, on constate l'existence de très nombreuses granulations osmio-réductrices (pl. XI, fig. 2 et 4). Elles ont tendance à constituer des plages denses dans le cytoplasme; elles confluent progressivement en globules plus volumineux qui gênent considérablement l'observation vitale de ces cellules. La densité des lipides augmente au fur et à mesure que les cellules sporogènes se multiplient (pl. XI, fig. 7). Après la méiose, la masse de ces inclusions occupe la plus grande partie du volume d'une jeune tétraspore (pl. XI, fig. 13). En cours de maturation, elles confluent en une énorme gouttelette qui occupe le centre de chaque spore (pl. XI, fig. 14). La fragmentation de cette inclusion a lieu au cours de la germination et de la croissance du protonéma. Faute de stades fixés au moment de la méiose, nous ne pouvons pas préciser, pour l'instant, la position des globules lipidiques par rapport aux plastes foliacés.

La genèse des lipides dans la zone sporogène des *Mnium* et *Sphagnum* présente donc de notables variations avec ce qui a été décrit plus haut. Il est difficile d'invoquer le processus de lipophanérose auquel nous avons déjà fait appel pour expliquer l'origine de ces lipides. Nous n'avons vu, en effet, aucune relation entre lipides et chondriosomes; ceux-ci restent toujours granuleux dans ces espèces et sont transmis dans cet état à chacune des tétraspores. De nouvelles investigations permettront peut-être d'établir les raisons de leur

accumulation à l'intérieur des cellules sporogènes de ces espèces. L'apparition beaucoup plus précoce de ces substances, ainsi que la persistance d'amidon à la surface des plastes foliacés, dénotent un métabolisme particulier. Ces caractères placent à part ces espèces parmi toutes les autres Muscinées.

IV. — LE VACUOME

L'étude du vacuome des cellules sporogènes nous paraissait intéressante à plusieurs points de vue. Les différents travaux des auteurs qui nous ont précédé laissaient en effet à peu près libre le champ de recherche dans ce domaine. De plus, les renseignements fournis par quelques cytologistes laissaient en suspens le problème de la formation des vacuoles dans les cellules sporogènes et de leur transmission éventuelle aux spores. Nous avons déjà montré dans un précédent travail (J. Eymé [1947]) que des grains vacuolaires sont présents, à côté des chloroplastes et des inclusions lipidiques, dans les spores de plusieurs Muscinées. Il a donc fallu mettre au point une technique d'étude qui nous permette de suivre l'évolution de l'appareil vacuolaire depuis les plus jeunes stades de la zone sporogène jusqu'à après la méiose. La difficulté de cette étude est considérable, car on ne peut ici faire appel aux techniques d'histologie utilisées pour les plastes, les noyaux ou les chondriosomes. Notre but était, en effet, de réaliser des préparations de matériel vivant dans lesquelles le vacuome était coloré par un colorant vital.

Nous avons pratiqué, à cet effet, des coupes dans des capsules d'âges différents; ces coupes ont été immergées un temps suffisant (quelques secondes suffisent) dans une solution aqueuse de rouge neutre qui s'est avéré le colorant de choix de l'appareil vacuolaire des cellules sporogènes. La concentration moléculaire de la solution, ainsi que celle du milieu de montage doivent être rigoureusement ajustées à la pression osmotique des vacuoles observées. Nous avons déjà signalé la fragilité des cellules sporogènes. Si le milieu de montage est trop concentré, le cytoplasme est rapidement coagulé et les plastes foliacés se rétractent brusquement. Dans le cas contraire, le vacuome s'hydrate progressivement, la mem-

brane se distend et la cellule augmente de volume. La constitution d'un milieu de montage convenable est donc délicate; nous avons surtout utilisé l'eau de source additionnée d'une quantité variable de nitrates divers ou de saccharose. Leur concentration a été fixée par tâtonnement. L'absence de réticulation dans le cytoplasme, ou d'altération du plaste et, surtout, la constance du volume vacuolaire sont les signes d'un montage correct. L'étude du vacuome des cellules sporogènes a été poursuivie chez plusieurs espèces et donne dans l'ensemble des résultats concordants.

A. — Zone sporogène de « Homalothecium sericeum » (L.) B. E.

Les plus jeunes stades vacuolaires observés chez *Homalothecium sericeum* se rapportent à des cellules sporogènes dans lesquelles s'achève la réduction du nombre des plastes. Le rouge neutre permet de colorer dans ces éléments quelques granulations sphériques, réparties en des régions quelconques du cytoplasme (pl. IX, fig. 1 et 2). Le contenu vacuolaire fixe fortement le colorant vital, même si celui-ci est très dilué; la teinte rouge vermillon qu'il prend est l'indice d'un *p*H alcalin. Dès ce premier stade, on est frappé de la réduction de cet appareil vacuolaire par rapport à celui des tissus limitrophes. Les cellules voisines présentent, en effet, des vacuoles plus importantes dont le contenu se colore moins fortement par le rouge.

Les caractères de ces deux types de vacuome s'accusent au cours des divisions cellulaires ultérieures. Les cellules des parenchymes voisins de la zone sporogène possèdent des vacuoles de plus en plus distendues qui confluent progressivement en une volumineuse vacuole; leur contenu dilué prend le rouge neutre avec moins d'intensité. La zone sporogène est, au contraire, le siège d'une évolution vacuolaire opposée; dès qu'il ne subsiste plus qu'un seul plaste foliacé par cellule, le vacuome diminue de volume, son contenu se concentre et, de ce fait, acquiert une viscosité plus considérable. Les vacuoles sphériques des stades antérieurs sont déformées du fait de la cyclose; elles s'allongent et, par étirement, elles constituent peu à peu un ensemble de canalicules

disposés en réseau, dont certaines ramifications portent encore des granulations vacuolaires (pl. IX, fig. 2 à 8). L'ensemble prend fortement le rouge neutre. Certaines portions de ce réseau peuvent s'isoler et se fragmenter en filaments flexueux de taille variable ou en granules punctiformes. En d'autres régions, au contraire, ce sont des granulations qui confluent de proche en proche en trabécules vacuolaires plus ou moins allongés. La coalescence de ces divers éléments (filaments ou granules) reconstitue en certains points du cytoplasme des éléments vacuolaires plus importants, d'aspect mûriforme, puis homogène. La structure réticulaire du vacuome des cellules sporogènes persiste ainsi jusque dans les cellules-mères de tétraspores. Là également, nous l'avons mise en évidence par le même procédé. On constate cependant que, dans ces cellules, le réseau vacuolaire se fragmente définitivement en granules punctiformes qui prennent intensément le rouge neutre. Nous n'avons pas observé, à ce stade, la reconstitution de filaments ni de réseaux. Nous avons tenté à maintes reprises de suivre le comportement des grains vacuolaires pendant la méiose. Il était intéressant, en effet, de savoir s'ils se trouvaient répartis, ainsi que les chondriosomes, au voisinage des plastes en calotte et s'ils étaient transmis de cette manière aux tétraspores. Nous avons, certes, coloré *in vivo* des vacuoles granuleuses dans les jeunes tétraspores. Mais une impossibilité technique nous a empêché de les suivre pendant les différentes phases de la méiose. Ce sont, en effet, les noyaux, et plus particulièrement les chromosomes méiotiques qui prennent exclusivement le rouge neutre à ce moment. Ce phénomène, déjà constaté par P. Dangeard chez une Liliacée ainsi que chez le Ginkgo (1923), favorise l'observation des chromosomes *in vivo,* mais constitue ici un obstacle à l'observation du vacuome. Malgré cela, il est logique d'admettre que les colloïdes vacuolaires, déshydratés et réduits à l'état de fines granulations dans la cellule-mère, sont distribués régulièrement autour de chaque pôle fusorial et transmis de cette façon à chaque tétraspore où on peut à nouveau les mettre en évidence.

L'accroissement de la viscosité des vacuoles pendant l'évolution de la zone sporogène aboutit, nous l'avons vu, à la constitution d'un réseau de canalicules anastomosés. Leur

état pâteux est dû à une déshydratation intense de leur contenu colloïdal. Il suffit, pour en être convaincu, de prolonger une observation vitale, ou de diminuer la concentration moléculaire du milieu de montage. On s'aperçoit que les trabécules du réseau ou les plus petits granules sont très avides d'eau, gonflent rapidement et constituent des masses vacuolaires sphériques (pl. IX, fig. 11, 12 et 16). La dissolution des colloïdes concentrés des filaments réticulés ou des granules, n'est d'ailleurs pas instantanée. Ils apparaissent d'abord plus intensément colorés au sein de la vacuole distendue sous l'effet de l'hydratation. Lorsque leur dissolution est terminée, le contenu vacuolaire se teint uniformément. L'observation de ce phénomène rappelle les faits observés lors de la coloration vitale de très nombreuses vacuoles végétales dont le contenu est très dilué. Fréquemment, l'entrée du colorant vital dans la cellule provoque la coacervation des colloïdes vacuolaires sous forme de précipités qui adsorbent fortement le colorant vital. La dissolution progressive de ces précipités provoque la coloration homogène de la totalité des vacuoles.

B. — Zone sporogène de « Bryum capillare » L.

Le vacuome de la zone sporogène de *Bryum capillare* suit, dans l'ensemble, la même évolution que nous avons décrite chez *Homalothecium sericeum*. De même que chez cette espèce, on constate une réduction du volume vacuolaire dans les premières cellules sporogènes. Contrairement aux assises des tissus voisins, leur contenu se déshydrate progressivement. Dès que le plastidome est réduit, dans ces cellules, à l'état d'un seul plaste foliacé, leur consistance devient semi-fluide. Les colloïdes vacuolaires adsorbent fortement le rouge neutre, mais on constate une variation de coloration suivant l'âge de la capsule. Dans une capsule jeune, l'appareil vacuolaire de tous les tissus (y compris la zone sporogène) se teint uniformément en rose vif, indice d'un *p*H acide. Dans des capsules en voie de développement, cette propriété persiste uniquement dans les parenchymes chlorophylliens. Le vacuome de la zone sporogène se colore au contraire en rouge orangé. On assiste donc à une alcalinisation progressive du vacuome de la zone sporogène au cours de la maturation de la capsule.

La coloration vitale des vacuoles de la zone sporogène de *Bryum capillare* provoque une série de transformations que nous avons vu se dérouler chez cette espèce avec la plus parfaite régularité. Dans des capsules très jeunes, le rouge neutre colore des vacuoles arrondies, de petite taille (pl. VII, fig. 4 et 5). Nous n'avons jamais constaté, chez cette espèce, de canalicules flexueux isolés ou réunis en *reticulum*. Plus tard, l'entrée du colorant vital dans la cellule provoque l'apparition, au sein du cytoplasme, d'un ensemble d'éléments de forme caractéristique. Ce sont principalement des éléments allongés en forme d'amandes ou de navettes effilées (pl. VII, fig. 8 à 11). Leur coloration rouge orangée est instantanée; ils sont animés de mouvements browniens. Leur structure est transitoire. Si l'observation se prolonge, on constate qu'une ou plusieurs vacuoles incolores apparaissent dans le cytoplasme; elles sont dues à l'entrée de l'eau dans la cellule (pl. VII, fig. 6). Les inclusions en amande s'accolent en couronne autour d'elles, fusionnent réciproquement et prennent parfois la forme de croissants. Leur substance fondamentale se dissout peu à peu dans les vacuoles aqueuses, à qui elle communique une teinte orangée uniforme (pl. VII, fig. 10 et 11). Au bout de peu de temps, la dissolution de toutes ces inclusions intracytoplasmiques est achevée (fig. 12). Finalement, le vacuome de ces cellules est constitué de grandes vacuoles arrondies au contenu homogène.

Le phénomène que nous venons de décrire chez *Bryum capillare* présente une certaine analogie avec ce qui fut observé dans différents tissus végétaux par plusieurs auteurs. L'entrée du colorant vital dans la cellule provoque chez cette espèce une coacervation des colloïdes, sous forme d'amandes de taille variable. L'entrée de l'eau du liquide de montage est à l'origine des grosses vacuoles incolores de ces cellules. La fusion des coacervats et leur évanouissement dans les vacuoles aqueuses marque la fin des perturbations provoquées par l'entrée du rouge neutre dans la cellule. Ainsi, le vacuome des cellules sporogènes de *Bryum* nous apparaît constitué de colloïdes extrêmement condensés et particulièrement sensibles au colorant vital.

C. — Zone sporogène de « Sphagnum cymbifolium » Ehrh.

Nous avons tenté de suivre par la même méthode l'évolution du système vacuolaire dans la zone sporogène de *Sphagnum cymbifolium*. Dans les tout premiers stades d'individualisation de l'assise sporogène, nous avons mis en évidence un grand nombre de vacuoles punctiformes (pl. XII, fig. 1 et 2). Elles prennent intensément le rouge neutre et leur coloration est l'indice d'un *p*H acide. Elles sont réparties uniformément dans tout le cytoplasme. Nous n'avons pu mettre en évidence dans ces cellules les réseaux vacuolaires que nous avons décrits chez *Homalothecium sericeum*. L'abondance des inclusions lipidiques rend délicate l'observation de ces cellules. Il est vraisemblable, cependant, que le vacuome présente dans la suite du développement les mêmes caractères que nous avons déjà observés chez les autres espèces.

D. — Zone sporogène de « Mnium undulatum » L.

L'évolution du système vacuolaire de la zone sporogène de *Mnium undulatum* fut également étudiée. Nous avons souligné, par ailleurs, l'intérêt que présente cette espèce dont le métabolisme est particulier (amylogénèse au niveau des plastes foliacés, accumulation des lipides pendant toute la sporogénèse). La coloration vitale au rouge neutre montre que la multiplication des premières cellules sporogènes s'accompagne d'un morcellement des vacuoles existantes. Dans les éléments qui ne possèdent plus qu'un seul plaste foliacé, le vacuome se présente à l'état uniformément granuleux et prend fortement le rouge neutre (pl. X, fig. 2). La coloration rouge cerise indique chez cette espèce un *p*H acide. Les vacuoles punctiformes sont disposées dans tout le cytoplasme pendant l'interphase. Avant chaque mitose, elles prédominent au voisinage des plastes. Il est donc possible qu'elles restent dans cette position pendant la division nucléaire et qu'elles se trouvent ainsi transmises à chaque cellule-fille. Le vacuome à très petits éléments fortement condensés persiste, dans cet état, pendant tout le développement de la zone sporogène de *Mnium undulatum*. Nous n'avons jamais observé de filaments

réticulés ou de fusion des petits éléments vacuolaires. Avant la méiose (comme avant chaque mitose antérieure), ils se disposent au voisinage des quatre plastes foliacés et sont transmis dans cette situation à chaque tétraspore. Après la réduction chromatique, ces grains fusionnent de proche en proche et constituent un petit nombre de vacuoles sphériques, également colorables par le rouge neutre dans la spore mûre.

Dans la zone sporogène des diverses Muscinées que nous venons d'étudier, le contenu vacuolaire est conservé par les fixateurs mitochondriaux. Cette propriété, déjà connue, est utilisée pour suivre l'évolution du vacuome pendant sa concentration ou, au contraire, son hydratation. Chez les Phanérogames, elle permet ainsi de connaître l'évolution de l'aleurone dans les graines durant la maturation ou la germination. Après fixation au Regaud, les vacuoles de *Mnium undulatum* présentent au sein du cytoplasme la répartition déjà constatée au cours de l'observation vitale. Les colloïdes vacuolaires adsorbent la laque d'hématoxyline ferrique à la manière des éléments du chondriome. On ne peut cependant les confondre avec cette dernière formation, car une faible régression supplémentaire suffit à les décolorer (pl. X, fig. 13). Outre la large répartition de petits éléments vacuolaires, cette méthode confirme le haut degré de concentration colloïdale présenté par leur contenu.

Discussion de ces résultats

Ainsi qu'il ressort des observations que nous venons d'exposer, l'étude détaillée du vacuome dans la zone sporogène des Muscinées méritait une attention particulière. Les résultats dans ce domaine sont, à notre connaissance, les plus complets parmi ceux obtenus chez les Bryophytes. Ils permettent notamment d'étendre à ces Cryptogames les conclusions qui découlent de l'ensemble des travaux effectués depuis 1920 par P. Dangeard, chez les végétaux les plus divers.

Il est inutile de revenir longuement sur les différents travaux consacrés à l'ensemble des vacuoles végétales. Leur étude morphologique, leur origine, leurs transformations au cours de l'évolution cellulaire dans les différents tissus sont

aujourd'hui bien connues et sont exposées en détail dans les traités modernes de Cytologie (P. Dangeard, Küster). Depuis que P. A. Dangeard (1916-1920) définit et généralisa la notion de vacuome, les connaissances sur ce sujet progressèrent rapidement. Les travaux de P. Dangeard ainsi que ceux de Guilliermond (1920-1922) ont fait connaître l'évolution vacuolaire dans de nombreux tissus végétatifs, en particulier dans les régions méristématiques des Phanérogames. Les tissus soumis à une importante dessiccation (graines, spores, etc. en voie de maturation) ou, au contraire, subissant l'effet d'une hydratation progressive (germination), furent également étudiés. Ils mirent en évidence, en particulier, les transformations dont les grains d'aleurone sont le siège. Ils aboutirent à montrer que le vacuome est un appareil essentiel de la cellule végétale qui se transmet de cellule à cellule pendant tout le cours du développement.

A la suite des données si bien établies par ces auteurs, l'existence d'un vacuome dans les cellules sporogènes des Muscinées pouvait donc être pressentie. Nos recherches montrent aujourd'hui qu'un vacuome est transmis depuis les cellules initiales de la partie apicale du jeune sporogone jusqu'à toutes les cellules sporogènes et, par elles, aux tétraspores. La filiation de cet appareil fut révélée grâce à la méthode des colorations vitales. La technique des fixations mitochondriales nous a permis de confirmer les résultats obtenus.

L'intérêt de cette étude réside, en outre, dans la similitude de constitution de l'appareil vacuolaire dans le tissu sporogène et dans certains organes déshydratés. Chez les uns comme chez les autres, le contenu vacuolaire présente une forte concentration; sa déshydratation confère aux vacuoles une consistance épaisse et seulement semi-fluide. L'aspect morphologique de ces inclusions est sensiblement le même; ce sont des canalicules onduleux qui peuvent s'anastomoser en réseau, ou bien des globules isolés ou réunis en chaînettes. Les cellules sporogènes conservant jusqu'à la méiose une haute potentialité multiplicatrice, leur vacuome possède les mêmes caractères que celui des cellules méristématiques des Plantes vasculaires. Il suffit pour s'en convaincre de comparer les figures de la planche IX à celles données par P. Dangeard

et représentant le vacuome dans les cellules méristématiques de la feuille de *Taxus baccata* ou de la radicule d'orge.

L'analogie de constitution du vacuome chez les spores mûres et chez certains organes de conservation est également frappante. Dans les spores mûres, les vacuoles sont fragmentées en globules minuscules. Leur déshydratation est certainement aussi poussée que celle des grains d'aleurone de nombreuses graines; elle explique la durée du pouvoir germinatif de ces spores. Ces petits éléments vacuolaires globuleux rappellent, d'autre part, par l'état de leur contenu, la concentration vacuolaire dans certains grains de pollen de Phanérogames (P. Dangeard [1934], Mme Hurel-Py [1934-1942]). La ressemblance est encore plus frappante avec le vacuome, colorable par le rouge neutre, des spores de Champignons ou des zoospores d'Algues (P. Dangeard [1927-1932]). Comme chez les Muscinées, les spores des Basidiomycètes contiennent également des vacuoles réduites qui dérivent, par fragmentation, des vacuoles de la baside (Chadefaud [1937]). Signalons, enfin, que P. Dangeard (1947) a mis en évidence de nombreuses vacuoles, dont le contenu est très condensé, dans les spores chlorophylliennes d'*Equisetum*.

Les transformations du vacuome condensé ont été suivies pendant la germination de graines ou de spores diverses. Comme on pouvait s'y attendre, on assiste à une hydratation des colloïdes vacuolaires, et les vacuoles ainsi distendues confluent, donnant naissance à des inclusions plus volumineuses.

Nous avons suivi nous-même la germination de spores de Muscinées; les vacuoles, après dilution de leur contenu, sont transmises par division à chaque nouvelle cellule de protonéma (J. Eymé [1947]).

En résumé, nos recherches ont mis en évidence l'existence d'un vacuome dans toutes les cellules sporogènes. Elles ont étendu aux Muscinées les résultats établis dans divers autres groupes de végétaux. Elles prouvent que, durant la formation des spores, toute vacuole dérive d'une vacuole préexistante. Aussi, rejoignons-nous ici les idées de P. Dangeard qui soutenait dès 1923, à la suite de de Vries et de Went, que les vacuoles ne se formaient jamais *de novo*. Ce travail montre, en outre, que dans ces plantes le vacuome suit la même évolu-

tion que dans d'autres tissus soumis aux mêmes conditions métaboliques. La convergence de forme des inclusions vacuolaires d'une graine à aleurone, d'un grain de pollen ou d'une spore, souligne le caractère général du vacuome qui « est lié à des phénomènes d'une très grande importance dans la nutrition cellulaire et dans la nutrition générale » (P. Dangeard, Cytologie végétale et générale, 1947). Notre contribution renforce donc à nouveau une des données les mieux établies en Cytologie végétale qui voit dans le vacuome un des constituants essentiels et spécifiques de la cellule.

CHAPITRE II

LES TISSUS DE LA CAPSULE EN DEHORS DE LA ZONE SPOROGÈNE

Les études cytologiques du sporophyte des Muscinées ont eu principalement pour objet, jusqu'à ce jour, l'observation de la zone sporogène. On trouve, en effet, très peu de documents sur la constitution des parenchymes pendant le développement de la capsule. Les résultats que nous allons exposer maintenant montrent les différences entre les principales régions des capsules de différentes espèces. Nous mentionnerons tout d'abord les caractères spéciaux des cellules nourricières (cellules du tapis) qui remplissent, comme chez les végétaux vasculaires, un rôle trophique pendant la multiplication des cellules sporogènes. Nous indiquerons ensuite la constitution des cellules de la columelle ainsi que des tissus situés sous l'épiderme. Puis une étude particulière sera consacrée aux corps protéiques de l'épiderme de la capsule de *Catharinea undulata*. Les tissus des capsules de *Sphagnum cymbifolium* présentant des différences notables de constitution avec ceux des Bryales seront examinés indépendamment.

I. — LES CELLULES DES ASSISES NOURRICIÈRES OU CELLULES DU TAPIS

Ces cellules tapissent extérieurement et intérieurement la zone sporogène; elles ont ainsi une disposition analogue à celles qui enveloppent les microsporanges des Phanérogames et présentent une évidente analogie fonctionnelle avec elles.

En raison de leur rôle, elles présentent certaines différences de structure avec celles des tissus voisins.

La taille des cellules du tapis est toujours plus réduite que celle des cellules de la columelle. Elles sont étroites et allongées et présentent leur plus grand axe parallèlement à la zone sporogène (pl. V, fig. 1). Le cytoplasme est proportionnellement beaucoup plus abondant dans cette région que dans les autres tissus de la capsule. Chez toutes les espèces, il est inégalement réparti à l'intérieur des membranes; la couche pariétale présente toujours une épaisseur beaucoup plus considérable au contact de la paroi limitant la zone sporogène (pl. X, fig. 12). Le noyau, ainsi que la plupart des éléments du plastidome et du chondriome, sont d'ailleurs localisés dans cette couche cytoplasmique. Ces cellules possèdent une seule vacuole centrale que nous avons pu colorer par le rouge neutre. Au cours du développement de la capsule, des inclusions osmioréductrices apparaissent dans le cytoplasme, sous forme de granulations de petite taille (pl. V, fig. 1); elles ne constituent jamais des formations lipoïdiques aussi importantes que dans l'assise sporogène des *Mnium* ou dans les cellules-mères de tétraspores.

Les plastes restent chlorophylliens à l'intérieur des cellules du tapis; ils sont arrondis, lenticulaires, et présentent une taille bien inférieure à celle des éléments analogues des cellules végétatives. Chez la plupart des espèces, ils possèdent de volumineuses inclusions amylacées qui font parfois disparaître toute structure (*Catharinea*, *Hypnum* divers). Chez *Bryum capillare*, ils peuvent conserver une structure granulaire; l'amidon s'y trouve d'ailleurs en moins grande abondance que dans les parenchymes voisins. Chez *Mnium undulatum*, leur taille est réduite et leur *stroma* très aminci. Ils portent un nombre très variable de granules amylacés qui occupent l'ensemble du plaste ou, au contraire, une faible portion de son volume.

En dehors de la zone sporogène, ce sont les cellules du tapis qui possèdent, dans la capsule des Muscinées, le chondriome le plus abondant. Nous n'insisterons pas sur la description de ces éléments qui présentent dans toutes les espèces étudiées une grande variété. Les chondriosomes punctiformes et les mitochondries en forme de bâtonnets sont cependant

plus abondants que les chondriocontes allongés (pl. III, fig. 9). A ce point de vue, les éléments du chondriome des cellules du tapis sont dans un état de division beaucoup plus considérable que dans les tissus voisins (cellules de la columelle par exemple). Ceci est l'indice d'une activité métabolique intense, qu'explique le voisinage d'une région où la multiplication des cellules est particulièrement active.

II. - LES CELLULES DE LA COLUMELLE ET DES TISSUS EXTÉRIEURS A LA ZONE SPOROGÈNE

Les cellules de ces différentes régions possèdent généralement une grande vacuole centrale. Leur cytoplasme tapisse les membranes d'un revêtement extrêmement mince. Nous avons examiné en détail, chez quelques espèces, les constituants du plastidome et du chondriome qui présentent, ainsi que nous allons le voir, quelques particularités intéressantes.

Les cellules épidermiques des capsules possèdent des chloroplastes analogues à ceux des cellules végétatives et que nous avons décrits dans la première partie de ce travail. Dans une capsule très jeune d'*Eurhynchium striatum* ou de *Catharinea undulata*, par exemple, ils sont ovoïdes lenticulaires; ils portent des grains d'amidon légèrement allongés qui, par la suite, semblent fusionner pour donner des inclusions plus importantes. A ce moment, aucune structure granulaire ne peut être décelée sur ces plastes.

Les cellules qui limitent les lacunes aérifères des capsules présentent des plastes d'un volume plus considérable. Chez *E. striatum*, notamment, ils sont déformés par l'accumulation importante d'amidon et possèdent un aspect mûriforme (pl. VI, fig. 8, 10 et 13). Les inclusions amylacées sont séparées les unes des autres par un ensemble de cloisons sidérophiles; la pellicule stromatique enveloppante reste chlorophyllienne et dépourvue de *grana*. Cette structure présente beaucoup d'analogies avec celle que nous avons décrite dans les plastes des cellules foliaires; nous l'avons retrouvée dans les tissus de plusieurs autres capsules et notamment chez *Mnium undulatum* (pl. X, fig. 8 et 10), *M. rostratum, Catharinea undulata, Tortula muralis, Ceratodon purpureus*, etc.

Les plastes des cellules columellaires ont une constitution voisine. Ils sont très riches en amidon, mais le plus souvent ne présentent qu'une seule inclusion; dans certains cas, le *stroma* constitue une calotte à un pôle de l'amidon. D'autres fois, quelques travées séparent plusieurs inclusions irrégulières (pl. III, fig. 10; pl. VI, fig. 7 et 11; pl. VII, fig. 13).

Les cellules de ces différents tissus possèdent d'autre part un chondriome dont la constitution diffère de celui de la zone sporogène ou des cellules du tapis. Dans une cellule de la columelle ou de la région sous-épidermique d'une capsule de *Bryum capillare,* par exemple, les mitochondries granuleuses et les courts bâtonnets sont très rares. Par contre, les chondriocontes allongés, droits ou flexueux sont abondants (pl. VII, fig. 13 et 14). La plupart d'entre eux portent à une de leurs extrémités une vésicule arrondie, analogue à celle que nous avons décrite sur les mitochondries de la zone sporogène de *Funaria.* Nous ne pouvons préciser, là non plus, la signification de cette enclave.

En dehors de ces éléments, on constate la présence, dans le cytoplasme de ces cellules, de filaments mitochondriaux beaucoup plus allongés. Certains d'entre eux sont simples; d'autres sont bifurqués ou présentent des ramifications qui leur donnent l'aspect d'Y ou de T. Nous les avons retrouvés dans les cellules columellaires d'*Eurhynchium striatum* (pl. VI, fig. 7 et 11), de *Catharinea undulata* (pl. III, fig. 10), etc. L'existence de ces éléments allongés est indépendante des conditions de fixation et de coloration, car nous avons pu les observer *in vivo* dans les cellules de la capsule de *Bryum capillare.* La formation de ces éléments est problématique et on ne peut émettre à ce sujet que des hypothèses. L'existence, le long de ces filaments, de zones plus amincies et d'étranglements suggère la possibilité de soudure bout à bout d'éléments plus courts. L'existence, d'autre part, dans le cytoplasme, d'alignements de mitochondries de petite taille, indépendantes les unes des autres, laisse supposer que leur rapprochement peut donner naissance à des tractus analogues. Mais, même si cette possibilité se réalise, la taille considérable de certains filaments s'explique difficilement par la simple juxtaposition d'éléments courts et indépendants; il est vraisemblable qu'un apport de substance mitochondriale contribue à l'accroissement en longueur de certains chondriocontes.

Ainsi que nous l'avons fait remarquer, l'activité métabolique de ces cellules très vacuolisées est restreinte. La morphologie du chondriome de ces tissus paraît influencée par leur physiologie; nous avons constaté, en effet, que dans des tissus voisins, dont l'activité multiplicatrice ou nourricière est beaucoup plus considérable et où, par conséquent, les synthèses sont plus importantes, le chondriome se présente dans un état de division plus accentué. Ces observations étendent aux tissus sporophytiques des Mousses les résultats obtenus chez les Plantes supérieures par divers auteurs, et notamment par Buvat (1945) qui a souligné la « réactivité morphologique » du chondriome en fonction de l'état physiologique des tissus.

III. — LES CORPS PROTÉIQUES DE L'ASSISE ÉPIDERMIQUE DE LA CAPSULE DE *CATHARINEA UNDULATA* (pl. V).

La couche épidermique des capsules de *Catharinea undulata* possède une constitution particulière que nous avons vainement recherchée dans les cellules analogues de plusieurs autres espèces. Nous avons remarqué, en effet, dans ces cellules, des éléments de forme caractéristique qu'en raison de leur constitution chimique nous avons désignés sous le nom de « cristalloïdes protéiques » (J. Eymé [1948]). Ces formations semblent ne pas avoir été aperçues des différents auteurs qui ont étudié cet organe.

Dans les cellules épidermiques d'une capsule adulte, ces corps se présentent sous forme de fuseaux allongés dont les extrémités sont le plus souvent effilées et plus ou moins recourbées. Ces inclusions sont bien fixées par les fixateurs habituels; elles sont intensément sidérophiles et réduisent fortement l'acide osmique (fig. 3 et 6). C'est cette dernière propriété qui a permis de les découvrir dans ce tissu. *In vivo*, elles apparaissent avec la même morphologie; elles sont incolores et ne prennent pas le rouge neutre qui teint uniformément la vacuole centrale (fig. 4).

Nous avons suivi la genèse de ces formations en examinant des cellules épidermiques de capsules de plus en plus âgées. Dans un très jeune sporogone (encore filiforme), on remarque

des trabécules cytoplasmiques, analogues aux formations filamenteuses que nous avons décrites dans le gamétophyte (P. Dangeard et J. Eymé [1947]). Lorsque la capsule apparaît sous forme d'un élargissement de l'extrémité apicale du sporophyte, ces trabécules deviennent plus importants.

Ils se transforment en aiguilles dont la region médiane devient plus épaisse. Leurs extrémités effilées restent rattachées au cytoplasme pariétal (fig. 2 et 8). Ils apparaissent finalement sous forme de baguettes fusiformes et persistent avec cette structure durant la maturation de la capsule et après sa déhiscence. Certains d'entre eux présentent sur leur trajet un étranglement analogue à celui visible sur un plaste en voie de bipartition (fig. 5). On ne peut cependant pas les confondre avec ces éléments dont ils ne possèdent ni la forme ni la pigmentation.

Nous avons effectué quelques réactions chimiques sur ces cellules épidermiques, en vue de caractériser plus sûrement ces corps. L'iode les colore en jaune clair; le réactif de Millon (formule rapide de Denigès) leur donne une coloration rouge-rose positive. La réaction tano-ferrique de Turchini est également positive et teinte ces corps fusiformes en bleu-noir. Par contre, le rouge Soudan III, en solution alcoolique, ne les colore pas. Il résulte de cette dernière réaction que ces corps ne sont pas constitués de substances lipidiques proprement dites. (La réduction de l'acide osmique est insuffisante pour indiquer la présence de ces composés.) D'autre part, la réaction de l'iode (coloration jaune clair) écarte l'hypothèse de la présence de substances du groupe des phospho-lipides (lécithines) que nous avons mises en évidence dans d'autres tissus (feuilles de *Mnium undulatum* par exemple). Il apparaît donc, en définitive, que des protides constituent la plus grande partie de ces corps fusiformes. Mais le manque de spécificité des réactifs utilisés (Millon en particulier) nous empêche d'émettre une hypothèse sur leur nature exacte.

Ces formations, localisées uniquement au niveau des cellules épidermiques de la capsule de *Catharinea* ne se retrouvent ni dans les autres tissus de la même espèce, ni dans les espèces voisines. Elles sont vraisemblablement l'équivalent des formations phospholipidiques de *Mnium undulatum* qui n'ont pas

été signalées chez d'autres Muscinées. Leur origine cytoplasmique rappelle, par ailleurs, les inclusions protidiques décrites depuis longtemps dans les tubes criblés de diverses Phanérogames. Elles ressemblent notamment à celles de *Tussilago Farfara* qui, comme elles, sont allongées et fusiformes. On peut également les rapprocher des « inclusions du type flagelloïde » observées par M^lle^ Salmon (1946-1947) dans les tubes criblés de certaines Papilionacées; l'auteur leur attribue une nature lipoprotéique, variable d'ailleurs suivant l'état de développement des cellules. Tous ces éléments, constitués au sein du cytoplasme, sont indépendants du plastidome et du chondriome. Ils sont l'indice d'un métabolisme particulier des substances protidiques dont nous connaissons mal le rôle dans la cellule.

IV. — LES CELLULES DE LA CAPSULE DE *SPHAGNUM CYMBIFOLIUM* Ehrh. (pl. XIII)

Les tissus situés à l'extérieur de la zone sporogène de *Sphagnum cymbifolium* présentent certaines analogies de constitution avec les tissus homologues des capsules de Bryales. Les uns et les autres sont constitués de cellules de grande taille, au cytoplame peu abondant entourant une volumineuse vacuole centrale. Mais alors que chez celles-ci les plastes accumulent d'importantes réserves amylacées et que le chondriome présente des éléments particulièrement allongés, le contenu cytoplasmique dégénère rapidement chez *Sphagnum cymbifolium*. Dans un sporogone très jeune, les plastes sont lenticulaires et chlorophylliens; ils présentent une fine structure granulaire et l'iode permet de révéler à leur niveau quelques inclusions amylacées. Contrairement aux plastes foliacés de la zone sporogène qui accumulent de l'amidon au cours du développement, celui-ci disparaît des grandes cellules parenchymateuses. En même temps, le *stroma* de ces plastes s'amincit, leur taille régresse et, bien avant maturité, ils sont réduits à l'état de granules qui dégénèrent. Les éléments du chondriome subissent également très tôt une lyse rapide qui les fait disparaître du cytoplasme.

Nous avons observé, d'autre part, des cristallisations d'oxa-

late de calcium, dont la présence paraît générale dans les cellules stériles de la capsule de *Sphagnum cymbifolium*. On possède jusqu'à maintenant assez peu de renseignements sur la présence de ce sel chez les Bryophytes; très commun dans les tissus de nombreuses espèces de végétaux vasculaires, il a été recherché en vain chez les Mousses par Kohl, Czapek, etc. Par contre, Lorch (1919) a pu montrer que les cellules épidermiques et columellaires de la capsule de *Polytrichum commune* contenaient souvent des cristaux d'oxalate de Ca. Le même auteur a retrouvé ces cristaux dans les capsules de *Polytrichum juniperinum* et *Funaria hygrometrica*, ainsi que dans les tissus gamétophytiques de *Funaria* et de *Dendoligotrichum* (Lorch [1931]). Nous avons nous-même observé diverses formes cristallines dans des cellules de paraphyses, de feuilles (pl. XIII, fig. 1), de tiges, ainsi que dans des cellules de l'enveloppe des anthéridies de diverses espèces (J. Eymé [1947]). Les différents tissus de *Sphagnum cymbifolium* présentent également des cristallisations. Les feuilles périchétiales des tiges fertiles contiennent de volumineux cristaux, isolés ou associés en druses (fig. 2 et 13); les cellules stériles de l'anthéridie (enveloppe ou pédicelle) en possèdent également. L'observation de ces cristallisations dans le parenchyme de la capsule a donné lieu, ainsi que nous allons le voir, à d'intéressantes remarques.

L'oxalate de calcium ne se trouve pas localisé, comme chez beaucoup de Plantes vasculaires, dans des « cellules oxalifères » isolées dans les parenchymes. Il se trouve, au contraire, réparti dans la plupart des cellules d'une capsule mûre et se présente sous forme de cristaux de morphologie variée. Les plus abondants ont l'aspect de plaquettes minces dont le contour est celui d'un hexagone allongé (fig. 6, 10, 11, 20 et 21). La plupart d'entre eux sont isolés, tandis que d'autres sont accolés. Certaines cristallisations sont constituées de deux pyramides régulières, tétraédriques, accolées par la base (fig. 5, 15, etc.). Ce sont alors des octaèdres réguliers (cristaux en enveloppe de lettre) ou irréguliers. Comme dans le cas précédent, ils sont isolés ou associés pour constituer des druses d'aspect varié. D'après les études effectuées sur divers Phanérogames (Poběguin [1943]), il semble que l'on puisse rattacher les formes cristallines d'oxalate en plaquette au

monohydrate; les octaèdres réguliers ou irréguliers, indépendants ou associés, représentent des formes du trihydrate. Il faut remarquer que, chez *Sphagnum,* nous n'avons jamais rencontré de cristaux allongés en aiguilles (raphides par exemple), si fréquents chez les Monocotylédones.

L'examen de nombreuses capsules de *Sphagnum* nous a permis de suivre la genèse des cristallisations d'oxalate de calcium au cours de leur développement. Nous avons pratiqué pour cela des coupes axiales dans des capsules d'âge varié, et nous les avons examinées avant tout traitement dans l'eau distillée. Les cellules du parenchyme central d'une capsule très jeune présentent des cristaux de petite taille analogues au « sable » cristallin décrit dans certaines espèces de plantes supérieures (Solanacées par exemple). On ne peut préciser la forme exacte de la plupart des cristaux qui le constituent, vu leur faible dimension; certains, cependant, revêtent l'aspect de minuscules octaèdres réguliers (fig. 4). Les uns et les autres sont situés au pourtour des grandes vacuoles; la minceur du cytoplasme pariétal empêche de distinguer s'ils sont réellement contenus dans cette couche cytoplasmique ou s'ils adhèrent à sa surface. Dans des sporogones plus âgés, le sable cristallin a disparu; les cristaux répondent aux divers types que nous avons décrits plus haut et sont localisés nettement à l'intérieur des grandes vacuoles.

Nous avons également recherché l'oxalate de calcium dans les tissus avoisinants le sporogone de *Sphagnum cymbifolium,* et en particulier dans les cellules très vacuolisées du pseudopode de la capsule. Ces pseudopodes appartiennent à la génération gamétophytique et s'allongent très rapidement avant la déhiscence de la capsule. Ils sont constitués de cellules allongées et translucides, dont les plastes sont peu nombreux et n'ont qu'une faible taille. Nous avons examiné quelques-unes de ces cellules dans de l'eau distillée ou dans de l'eau de tourbières; les cristallisations sont rares : on trouve tout au plus dans certains cas un sable cristallin dont les éléments ont une très faible taille. Si l'on examine, au contraire, ces cellules dans de l'eau de conduite, dont le *p*H est alcalin en raison de la présence de sels de calcium, des cristallisations importantes d'oxalate apparaissent. Ceci permet donc de supposer que ces cellules contiennent de l'acide oxalique libre et que

l'oxalate précipite dès qu'elles sont mises au contact d'une eau faiblement calcaire. Dans des cellules de pseudopode, dont l'allongement est terminé et appartenant à des capsules déhiscentes, la cristallisation de l'oxalate est naturelle (fig. 14) ; l'observation de ces tissus montés dans l'eau distillée, révèle l'existence de cristaux analogues à ceux des parenchymes de la capsule. La précipitation de l'oxalate est donc liée, dans le pseudopode, à l'état de développement des cellules. Il est évident qu'en raison des conditions écologiques particulières où vivent ces végétaux, une faible quantité de calcium est transitée dans ces tissus. De plus, on comprend que lorsque les cellules s'accroissent, la totalité du calcium soit mobilisée pour l'édification des membranes (formation de pectate de calcium, etc.). L'arrêt du développement permet aux ions calcium de neutraliser l'acide oxalique libre.

Quelle est la signification de la formation des cristaux d'oxalate de calcium ? Il faut remarquer que ces cristaux se rencontrent uniquement dans des cellules dont le métabolisme est atténué; chez *Sphagnum,* en particulier, les cellules dans lesquelles nous avons mentionné l'oxalate de calcium ou l'acide oxalique libre, sont très vacuolisées, et leurs chloroplastes sont voués à la dégénérescence. Ceci est particulièrement frappant dans les assises les plus externes du sporogone qui présentent, les premières, les signes d'une nécrose évidente du contenu cellulaire. La formation d'acide oxalique serait due, chez les Plantes supérieures, à un excès de glucides dans la cellule. Il semble bien que, chez les Muscinées, il en est de même et que la précipitation d'oxalate résulte d'un excès de molécules glucidiques dans le cytoplasme. Cette hypothèse paraît d'autant plus justifiée si on considère les tissus de sporogones envahis par les hyphes mycéliennes de *Tilletia Sphagni* qui parasitent fréquemment les spores de *Sphagnum* à l'intérieur des capsules. Dans les capsules envahies, les cristallisations apparaissent beaucoup plus tardivement; elles sont aussi importantes que dans des tissus non parasités, lorsque les spores du *Tilletia Sphagni* arrivent à maturité. A ce moment, l'excès de molécules glucidiques non utilisées par le champignon dont le développement est terminé, donne alors naissance à l'acide oxalique dont le sel peut précipiter.

TROISIÈME PARTIE

LA SPERMATOGÉNÈSE

INTRODUCTION

I. — L'ANTHÉRIDIE

Une anthéridie de Muscinée naît aux dépens d'une papille apparue après cloisonnement d'une cellule de la tige. Tout comme une jeune paraphyse, elle est d'abord constituée d'une seule cellule. Celle-ci s'allonge et des cloisons transversales apparaissent. La cellule terminale est à l'origine de l'anthéridie proprement dite, tandis que les cellules inférieures se divisent pour donner un pédicelle. Les cloisonnements ultérieurs de la cellule terminale aboutissent à l'édification d'un massif de cellules spermatogènes; les divisions cellulaires s'accomplissent à un rythme accéléré jusqu'à constitution des cellules-mères d'anthérozoïdes ou spermatides. Simultanément, une paroi composée d'une seule assise de cellules indifférenciées enveloppe le massif spermatogène. Une anthéridie de *Catharinea undulata* ou de *Funaria hygrometrica* ayant terminé sa croissance offre l'aspect d'un sac ovoïde courtement pédicellé. Chez les Sphaignes, les anthéridies sont globuleuses, en forme de sphère, et sont portées à l'extrémité d'un pédicelle allongé.

L'apparition des anthéridies à l'extrémité des tiges ou le long des rameaux fertiles n'est pas simultanée; il est donc possible d'étudier, sur un même individu, ces organes à des états différents de développement et de suivre chronologiquement l'évolution du tissu spermatogène.

Les problèmes suscités par la formation des gamètes mâles des Muscinées ont été maintes fois étudiés par de nombreux cytologistes. Cependant, il règne encore dans les descriptions et dans l'interprétation des faits beaucoup d'imprécisions. La petite taille des cellules anthéridiennes, leur fragilité vis-à-vis des agents physiques ou chimiques, les renseignements limités

fournis par l'observation vitale sont autant de facteurs responsables des divergences constatées entre les opinions des auteurs.

Nous n'apporterons dans cet exposé que les résultats obtenus conjointement par plusieurs méthodes d'étude et ayant pour objet la spermatogénèse de *Catharinea undulata*, de *Funaria hygrometrica* et de *Sphagnum cymbifolium*. L'évolution cellulaire du tissu spermatogène est sensiblement analogue dans ces trois espèces. Nous décrirons donc en une seule fois l'ensemble des transformations observées en mentionnant, si besoin est, les particularités de structure propres à chacune d'elles.

II. — TECHNIQUE D'ÉTUDE

L'étude pratiquée *in vivo* a été limitée aux premiers et aux derniers stades du développement de l'anthéridie. En effet, lorsque le massif interne ne possède qu'un petit nombre de cellules spermatogènes, l'enveloppe extérieure permet leur observation. Mais, dans une anthéridie plus âgée, par suite de la réfringence accrue des cellules profondes et de la multiplication des plastes dans les cellules enveloppantes, l'observation vitale directe est devenue impossible. Elle est à nouveau utilisable lorsque la multiplication des cellules spermatogènes a cessé. A ce moment, la membrane celluloso-pectique des spermatides se gélifie et chaque cellule, libérée de son cadre primitif, s'arrondit. La dilacération d'une anthéridie dans un milieu de montage isotonique convenable [1] permet alors la libération des spermatides sans que, pour cela, leur structure en soit perturbée.

L'étude de la spermatogénèse a été également pratiquée après fixation. Différents liquides fixateurs ont été utilisés : liquides de Nawachine, de Bouin-Hollande et de Regaud; fixateurs osmiques de Flemming (fort), de Benda-Meves et de Champy. Nous avons coloré les coupes à l'aide d'hématoxyline qui s'est avérée le colorant de choix pour les constituants du

(1) Nous avons employé à cette fin des solutions de saccharose ainsi que diverses solutions salines à différentes concentrations, additionnées ou non de colorants vitaux. L'eau naturelle ne convient qu'à des anthérozoïdes arrivés à maturité complète.

cytoplasme. Nous avons également utilisé la réaction nucléale de Feulgen employée isolément ou suivie de la coloration à l'hématoxyline (méthode de Yu-Chi-Chen), soit encore complétée par la coloration au vert lumière. La constitution de frottis obtenus à partir d'anthéridies fixées a permis, dans certains cas, l'examen d'un grand nombre de spermatides à différents stades d'évolution. La coloration au vert lumière, préconisée par Thomas (1952), a été également pratiquée avec succès sur des anthérozoïdes mûrs. Ce sont les résultats obtenus grâce à ces différentes méthodes que nous allons exposer maintenant.

CHAPITRE PREMIER

LES CELLULES SPERMATOGÈNES

(De la cellule initiale de l'anthéridie aux cellules-mères d'anthérozoïdes).

I. — LE PLASTIDOME

Depuis la découverte du chondriome dans la cellule végétale, le problème de l'origine et de l'évolution des plastes a suscité un grand nombre de travaux, tant chez les Phanérogames que chez les Cryptogames. « C'est l'une des questions les plus délicates de la cytologie » [1], car la distinction entre plastes et mitochondries est parfois fort difficile. Dans le cas des méristèmes, chez les plantes vasculaires, les interprétations des résultats furent souvent contradictoires. Le même désaccord apparaît chez les Muscinées si l'on confronte les travaux de divers auteurs sur l'évolution du plastidome et du chondriome au sein de l'anthéridie.

L'analyse de ces travaux antérieurs sera aussi brève que possible. Des mises au point bibliographiques ont d'ailleurs été publiées dans les importants mémoires de Guilliermond et Mangenot (1926-1927), de Chalaud (1928), de Motte (1928), de Gavaudan (1930) et de Weier (1931). La confrontation des résultats obtenus chez les Hépatiques et chez les Mousses prouve que le déroulement de la spermatogénèse est vraisemblablement homogène dans l'ensemble des Bryophytes. Cependant, nous ne ferons allusion ici qu'aux données qui intéressent les Mousses.

(1) P. Dangeard (1947).

A. — Les travaux antérieurs

Si W. P. Schimper reconnut dès 1848 l'existence de chloroplastes dans la cellule initiale de l'anthéridie, il ne fournit pas de renseignements intéressants sur l'évolution de ces éléments dans les cellules spermatogènes. D'autres botanistes étudièrent par la suite le développement anatomique de l'anthéridie chez plusieurs espèces, mais la plupart négligèrent l'étude du contenu cellulaire, au moins dans les premiers stades de développement.

M. Wilson (1911) et Walker (1913) reconnurent l'existence de plastes dans les toutes premières étapes du développement. Après quoi, ils décrivirent leur dégénérescence rapide dans le tissu spermatogène. Ch. E. Allen (1912-1917) suivit l'évolution des cellules anthéridiennes chez *Polytrichum juniperinum*, mais n'observa aucun plaste pendant leur développement. Il mentionna cependant l'existence, dans le cytoplasme, de « plaques kinoplasmiques » dont le contour est variable et qui peuvent coiffer le noyau. Elles se divisent juste avant une mitose et jouent un rôle analogue à celui des centrosomes. L'auteur indique, de plus, que ces « plaques kinoplasmiques » se fragmentent, au cours du développement, en grains ou « kinétosomes »; ceux-ci sont à l'origine des « corps centraux » qui accompagnent les fuseaux des dernières mitoses.

Contrairement aux auteurs précédents, Sapehin (1913) reconnut la présence de plastes, non seulement dans les cellules initiales de l'anthéridie, mais encore dans les cellules spermatogènes et les spermatides de diverses espèces. Dans l'anthéridie, les plastes subissent très tôt des modifications analogues à celles observées par le même auteur dans la zone sporogène. Leur nombre diminue dans les premières cellules spermatogènes; après quelques divisions, il n'en subsiste plus qu'un seul dont la bipartition accompagne toute nouvelle mitose. Chaque plaste-fils se dispose à un pôle du fuseau achromatique. Le plastidome persiste donc, quoique modifié, dans les cellules anthéridiennes; ses éléments sont semblables à ceux que décrivit Allen sous le nom de « plaques kinoplasmiques ».

L'étude de la spermatogénèse fut abordée par Motte dans

sa thèse (1928). Cet auteur a bien reconnu l'existence de chloroplastes amylifères dans la cellule initiale de l'anthéridie, mais par la suite cette cellule présente des formes intermédiaires entre chloroplastes et grains mitochondriaux. Alors que les chloroplastes se reforment dans les cellules externes qui résultent du cloisonnement de la cellule génératrice, ils régressent précocement dans les initiales spermatogènes. Ils se déforment et deviennent filamenteux (chondriocontes) ; leur fragmentation aboutit à la constitution d'un chondriome granuleux dont les éléments se confondent avec les mitochondries déjà existantes (chondriome *sensu stricto)*. Pour Motte, l'évolution du tissu spermatogène consiste, en ce qui concerne les éléments du cytoplasme, « en un retour à l'état embryonnaire d'éléments déjà hautement différenciés ». Cette conception ressemble tout à fait à celle soutenue par Guilliermond dans ses premiers travaux (chondriome homogène) et abandonnée depuis par cet auteur.

Dans les cellules de l'anthéridie de *Polytrichum commune* et de *Catharinea undulata,* E. Weier (1931) a reconnu l'existence de corps qu'il identifie à des plastes. Ils ressemblent par tous leurs aspects à ceux qu'a décrits l'auteur dans le tissu archésporial. Mais s'il a pu déceler l'origine du plaste des cellules-mères des tétraspores, il n'a pu en faire autant de celui des cellules spermatogènes; il n'a reconnu, en effet, aucun plaste dans le tissu méristématique des anthéridies jeunes.

Telles sont, en résumé, les opinions des auteurs qui étudièrent le plastidome des cellules spermatogènes des Mousses. Les contradictions si évidentes révélées par ces résultats expliquent en partie le désaccord qui règne lorsqu'il s'agit d'élucider les transformations subies par une spermatide. La nécessité de suivre l'évolution du plastidome dans les cellules spermatogènes s'imposait donc à nous avant d'aborder l'étude de la formation proprement dite de l'anthérozoïde.

B. — Observations personnelles

Une très jeune anthéridie, constituée d'un massif interne de deux à trois cellules spermatogènes et d'une enveloppe de cellules externes, peut être facilement étudiée *in vivo*. Toutes

ces cellules possèdent indistinctement un plastidome constitué d'éléments analogues : ce sont des chloroplastes globuleux lenticulaires qui ont sensiblement la même taille (3 à 5 μ environ). Dans les cellules apicales de l'enveloppe et du massif interne des cellules spermatogènes, ils sont moins chlorophylliens et, par conséquent, plus difficiles à observer. Ce sont des plastes juvéniles qui, soumis à des bipartitions rapprochées présentent les mêmes caractères de fragilité, vis-à-vis des fixateurs, que ceux contenus dans les cellules apicales des tiges et que nous avons déjà décrits par ailleurs (J. Eymé [1947]). Ces éléments ne présentent aucune structure discernable. Il existe donc une homogénéité totale dans la constitution du plastidome de ces jeunes cellules anthéridiennes, hormis la différence de constitution entre plastes juvéniles et plastes plus âgés.

L'accroissement de taille de l'anthéridie entraîne une augmentation de la surface de la couche enveloppante et, par conséquent, une multiplication active de ses cellules. Leur constitution n'est point, pour autant, modifiée : elles sont analogues en cela aux cellules foliaires; leurs chloroplastes sont globuleux ou légèrement allongés, et ils peuvent présenter des inclusions amylacées, comme dans tout autre cellule végétative. Le plastidome de ces cellules externes persiste inchangé, quant au nombre de ses éléments et quant à leur structure, depuis les stades primordiaux jusqu'à maturité complète de l'anthéridie (*Funaria,* pl. XVII, fig. 6, et *Sphagnum,* pl. XVIII, fig. 4).

Une telle homogénéité de constitution du plastidome n'est point conservée au niveau des cellules internes de l'anthéridie. On assiste, en effet, au cours des multiplications successives des cellules primordiales spermatogènes, à des modifications importantes dans la distribution et la structure des plastes. Les premières mitoses sont accompagnées d'une répartition quasi équationnelle des chloroplastes entre les cellules-filles. Mais la multiplication des cellules anthéridiennes se poursuivant avec activité, il n'y a pas, après chaque mitose, rétablissement du nombre primitif des plastes de la cellule-mère. Ceci ne signifie pas que les plastes existant dans ces cellules primordiales ne se divisent pas; ils présentent, au contraire, des étirements caractéristiques et des étrangle-

ments en leur milieu. Mais ces bipartitions ne sont pas assez rapides pour rétablir dans les cellules-filles, entre deux mitoses, le nombre des plastes existant dans les cellules-mères. Il s'ensuit qu'au bout de quelques divisions, il ne subsiste plus qu'un seul plaste par cellule spermatogène. Le manque de synchronisme entre le déroulement des mitoses et la bipartition des plastes entraîne leur raréfaction dans les cellules spermatogènes. La figure 4 de la pl. XVIII, relative à une jeune anthéridie de *Sphagnum*, montre cette évolution. Sur cette coupe, la cellule apicale du massif interne possède de nombreux plastes; il n'en subsiste plus que deux dans la cellule moyenne, et qu'un seul dans la plus proche du pédicelle.

La bipartition de l'unique plaste des cellules spermatogènes s'accomplit, par la suite, synchroniquement avec le déroulement de chaque mitose. Un plaste est donc présent dans toute cellule spermatogène. On ne peut le confondre, ainsi que nous allons le voir, avec les éléments du chondriome (*Sphagnum*, pl. XVIII, fig. 16). L'existence de cet élément dans les cellules de dernière génération (spermatides) a été constatée tant *in vivo* qu'après fixation. Nos observations confirment donc les descriptions déjà anciennes de Sapehin (1913) et combattues depuis par divers auteurs.

Tandis que la distribution des plastes se trouve modifiée comme nous venons de l'indiquer, leur structure subit d'importantes transformations. Ces changements sont tout à fait comparables à ceux que nous avons décrits dans les cellules sporogènes; ils aboutissent, en effet, à donner aux plastes des cellules spermatogènes un aspect foliacé caractéristique. Cette évolution similaire nous évitera de donner une longue description.

Dans les cellules primordiales de l'anthéridie des trois espèces étudiées, les plastes sont ovoïdes-lenticulaires. Leur répartition quasi équationnelle dans les cellules-filles est accompagnée d'une déformation sensible : leur taille s'accroît du fait de l'étalement de leur *stroma* suivant son plus grand diamètre. En même temps, leur épaisseur diminue. Chaque plaste, au cours des divisions cellulaires successives, devient semblable à un disque chlorophyllien de plus en plus aminci. Ces modifications morphologiques sont achevées lorsqu'on ne

trouve plus qu'un seul plaste par cellule spermatogène (*Funaria,* pl. XVII, fig. 6).

Il se présente alors *in vivo,* comme une lame extrêmement mince, d'aspect foliacé, susceptible de subir de multiples déformations dans le cytoplasme (*Catharinea,* pl. XIV, fig. 1 et 2). Tantôt, il se présente en cloche ou en calotte, coiffant une portion du noyau; tantôt il occupe une position quelconque dans le cytoplasme (*Funaria,* pl. XVI, fig. 20 à 25). La surface de ce plaste peut présenter des invaginations; ses bords sont fréquemment repliés en gouttière ou constituent des bourrelets plus épais. Il est difficile de préciser la forme exacte de son contour; dans une cellule jeune, il est sensiblement circulaire. Plus tard, du fait de ses déformations, ce plaste épouse la forme d'un manchon cylindrique.

Entre deux divisions cellulaires, la surface du plaste foliacé s'accroît sans que son épaisseur augmente. Une bipartition s'amorce avant que le noyau entre en prophase. Le plaste s'allonge d'abord en ellipse, puis sa région médiane se rétrécit; la constriction progresse en même temps que les deux moitiés s'écartent l'une de l'autre (*Funaria,* pl. XVI, fig. 21). Le plaste présente à ce stade l'aspect caractéristique d'un sablier (*Sphagnum,* pl. XVIII, fig. 7). La rupture de l'étranglement médian s'opère plus ou moins tôt. Dans certains cas, un filament aminci, reliant les deux moitiés du plaste, persiste pendant la caryocinèse; nous avons même constaté sa persistance à travers la plaque cellulaire séparant deux jeunes cellules-filles (*Sphagnum,* pl. XVIII, fig. 8).

Les extrémités du plaste étiré se disposent de part et d'autre du noyau, parallèlement aux membranes cellulaires; elles occupent ainsi les régions polaires du fuseau de la mitose suivante. Vus de profil, ces plastes se présentent, dans les préparations fixées et colorées, sous forme de liserés minces (*Funaria,* pl. XVI, fig. 27, et *Sphagnum,* pl. XVIII, fig. 6). On comprend l'interprétation défectueuse d'Allen qui, faute d'avoir reconnu leur véritable nature, voyait en eux les éléments directeurs des mitoses et les avait nommés pour cette raison « plaques kinoplasmiques ». Après rupture de la région médiane étirée, chaque nouveau plaste est transmis à une cellule-fille. Il s'accole tout d'abord au noyau dont il épouse la sphéricité (plaste en calotte ou en écuelle); après

avoir récupéré une taille plus importante, il se place librement dans le cytoplasme.

Les plastes foliacés de l'anthéridie conservent une teinte chlorophyllienne atténuée, mais cependant perceptible. L'amidon fait défaut dans les trois espèces étudiées pendant toute la durée des multiplications des cellules spermatogènes. Il apparaît, uniquement après les dernières mitoses, dans un des plastes de la spermatide (voir plus loin). L'analogie de constitution entre plastes foliacés des générations gamétophytique et sporophytique est donc partielle. On se souvient, en effet, que, chez certaines espèces, *Sphagnum cymbifolium* notamment, l'amidon persiste pendant toute la durée de la sporogénèse. Ce caractère, joint à l'absence de substances lipoïdiques dans l'anthéridie, est l'indice d'un métabolisme différent entre les deux tissus.

Nous avons essayé de déceler une structure à la surface de ces plastes foliacés. Chez *Catharinea,* le *stroma* est toujours homogène *in vivo* ou après fixation. Chez *Funaria,* les premiers plastes foliacés présentent parfois une structure fibrillaire analogue à celle que nous avons mentionnée dans quelques cas sur les plastes des cellules sporogènes; nous ne pouvons affirmer s'il s'agit là d'une structure vitale ou d'artefacts provoqués par le milieu de montage. Ces fibrilles ne sont plus visibles dans des stades ultérieurs et ne sont pas conservées par les divers fixateurs utilisés. Des microponctuations ont été décelées à la surface des plastes foliacés de *Sphagnum* et conservées dans certains cas après fixation (pl. XVIII, fig. 16). Leur petite taille et leur fragilité empêchent cependant d'assimiler ces ponctuations aux *grana* des plastes des cellules végétatives.

Nous avons discuté longuement, dans le chapitre précédent, l'interprétation des auteurs qui décrivirent diverses structures artificielles à la place des plastes foliacés des cellules sporogènes. Les arguments que nous avons proposés pourraient être à nouveau évoqués ici. Le plastidome ne « régresse » pas dans l'anthéridie; il ne se fragmente jamais en filaments ni en granules comparables à des chondriosomes. Par contre, les plastes foliacés sont fragiles et sujets à des déformations sous l'action des fixateurs. Chez *Funaria,* des granulations sidérophiles, visibles à leur surface, résultent certainement d'altéra-

tions, car elles n'apparaissent pas *in vivo* (pl. XVI, fig. 22 à 25 et fig. 27). Dans cette même espèce, nous avons souvent constaté que le fixateur provoque la contraction brutale des plastes sous forme de sphérules sidérophiles (pl. XVI, fig. 26). Ces éléments ne doivent pas être confondus avec des mitochondries granuleuses ou des centrosomes.

Les descriptions de Weier ne peuvent pas davantage être retenues. Un ruban chromatique visible en bordure du plaste constitue pour cet auteur le *plastonema;* cette bande entoure plus ou moins complètement une région moins chromatique, le *plastosome*. Dans certains cas, d'après cet auteur, cette structure typique n'est pas visible; on observe, à l'emplacement du plaste, des granules chromatiques non détruits par l'acide acétique et enrobés par une matrice achromatique; après une fixation Regaud, la surface présente, au contraire, un *réticulum*. Or, l'étude comparative du matériel vivant et fixé explique l'interprétation donnée par Weier. Si un ruban chromatique *(plastonema)* apparaît bien dans de nombreuses cellules spermatogènes fixées et colorées, il est dû au plaste vu de profil *(Funaria,* pl. XVI, fig. 22 à 25 et fig. 27; *Sphagnum,* pl. XVIII, fig. 6 et 16). Sa coloration est accentuée lorsque la cellule est fixée par des liquides contenant de l'acide acétique. D'autre part, ce ruban chromatique est d'autant plus renforcé que les bords du plaste sont repliés en gouttière ou présentent un bourrelet plus épais. Quant au *plastosome,* décrit par l'auteur, il correspond à une portion de plaste foliacé, observé de face *(Sphagnum,* pl. XVIII, fig. 5 et 16).

II. — LE CHONDRIOME

Les renseignements concernant le chondriome des cellules spermatogènes sont à peu près inexistants. Sapehin (1913), dont nous avons mentionné les travaux, indique brièvement que des mitochondries persistent à côté des plastes durant les multiplications cellulaires; leur destinée n'est pas connue après les dernières mitoses. Motte (1928) a bien observé dans le cytoplasme des cellules anthéridiennes, des granulations transmises de cellule à cellule. Elles ont une double origine

et « dérivent à la fois du chondriome granuleux et du plastosome... ». L'hypothèse d'un « chondriome homogène » dans les cellules spermatogènes, nous l'avons vu, est insoutenable aujourd'hui. Il est donc difficile, dans les figures données par cet auteur, de distinguer les images du « chondriome inactif » d'avec les granulations qui résultent de l'altération des plastes. Bowen (1927) ainsi que Weier (1931) mentionnent l'existence de quelques chondriosomes dans les « androgones et les androcytes », mais, pour le second de ces auteurs, ces structures sont inconstantes et appartiennent vraisemblablement au plastidome.

Nous avons recherché nous-même les mitochondries dans les cellules spermatogènes, principalement chez *Sphagnum cymbifolium*. Ces éléments sont si rares dans nos préparations, et leur disparition si précoce au cours des multiplications qui précèdent la formation des spermatides, que la question du chondriome dans l'anthéridie nous paraît loin d'être résolue.

Les mitochondries sont abondantes dans les cellules jeunes de *Sphagnum;* elles sont réparties également dans tout le cytoplasme, tant au voisinage du noyau qu'à celui des plastes. Ce sont surtout des granules punctiformes et de très courts bâtonnets (pl. XVIII, fig. 16). Dans les anthéridies plus âgées, les cellules ont une taille plus réduite. Le chondriome, principalement composé de chondriosomes granuleux, est considérablement réduit (pl. XVIII, fig. 5 et 9). Dans certains cas, des ponctuations sidérophiles de très petite taille sont juxtaposées au pourtour des plastes. Il est difficile de préciser s'il s'agit là de véritables mitochondries. Il est possible, cependant, que quelques-unes d'entre elles soient transmises aux spermatides dans cette situation, après les dernières mitoses.

La raréfaction du chondriome dans les cellules spermatogènes âgées incite à se demander si cette formation ne disparaît pas, en définitive, à ce stade d'évolution cellulaire. Nous avons signalé précédemment la diminution du nombre des chondriosomes dans les cellules-mères des tétraspores. Il ressort de recherches récentes effectuées sur différents tissus animaux ou végétaux que le chondriome représente vraisemblablement une « phase » cytoplasmique. Suivant cette hypothèse, il est possible que les éléments du chondriome apparaissent *de novo* dans le cytoplasme (P. Dangeard [1940-1941]) ou

disparaissent dans certaines cellules dont le métabolisme est perturbé. Cette dernière possibilité a été soutenue par Fauré-Fremiet (1921) qui a montré que l'œuf mûr de *Sabellaria alveolata* est privé de chondriosomes, alors que l'ovocyte et les blastomères en sont pourvus. Jusqu'à ce que de nouvelles recherches soient entreprises, l'hypothèse d'une disparition du chondriome dans les dernières générations de cellules spermatogènes nous paraît susceptible d'être adoptée. Le déroulement du processus n'a point cependant été suivi. Nous n'avons pas observé notamment de démasquage de lipides au niveau des chondriosomes, comme cela s'effectue dans les cellules-mères de tétraspores.

CHAPITRE II

LES SPERMATIDES OU CELLULES-MÈRES D'ANTHÉROZOÏDES

La multiplication des cellules spermatogènes s'arrête simultanément dans toute l'étendue d'une anthéridie, les dernières mitoses se déroulant sensiblement au même moment. La constitution des cellules-mères d'anthérozoïdes ou spermatides est donc sensiblement la même pour une anthéridie donnée. Leur taille reste voisine de celle des dernières cellules spermatogènes. Leur forme est modifiée après les dernières mitoses; rapidement, en effet, les spermatides deviennent sphériques; la membrane qui constitue un cadre polygonal autour du cytoplasme des cellules spermatogènes des générations précédentes, n'est plus reconnaissable autour d'elles. Elle fait place à une gelée au sein de laquelle les cellules s'arrondissent. Ces transformations ont déjà été observées depuis longtemps : Thuret (1851) avait notamment décrit la disparition de la membrane celluloso-pectique autour du cytoplasme. Depuis, plusieurs auteurs tels que Walker (1913), Woodburn (1915), Allen (1917), Motte (1928) ont insisté sur ces transformations morphologiques; pour ce dernier auteur, il y a élaboration de substance néoformée au niveau de la membrane des spermatides. Il paraît plus vraisemblable d'admettre qu'après la dernière mitose, il y a gonflement de toutes les membranes et gélification. L'acquisition de la forme sphérique est un fait général que l'on constate chaque fois que des cellules s'isolent

au sein d'une gelée. Les spermatides se comportent à partir de ce moment comme des éléments indépendants les uns des autres. Leur étude s'en trouve facilitée. La dissection d'une anthéridie permet notamment d'observer *in vivo* les spermatides isolées.

I. — LE PLASTIDOME DANS LES SPERMATIDES

Les spermatides possèdent, après les ultimes mitoses, un plastidome constitué d'éléments identiques à ceux des cellules spermatogènes. Un unique plaste foliacé, faiblement chlorophyllien, apparaît *in vivo* dans chacune d'elles; c'est un élément malléable, coiffant partiellement le noyau ou se localisant librement dans le cytoplasme (*Sphagnum*, pl. XVIII, fig. 1 à 3). Dans les trois espèces étudiées, il est dépourvu d'amidon. L'acide osmique fixe ce plaste et lui communique une légère teinte brunâtre; son contour apparaît ainsi plus nettement. Lorsqu'il est observé de face, il est en forme de large ruban (*Catharinea*, pl. XIV, fig. 4); de profil, il apparaît suivant un mince liseré (pl. XIV, fig. 3).

Peu après l'édification des spermatides, le plaste de chaque cellule subit d'importantes modifications morphologiques. Sa surface diminue d'importance, tandis que son épaisseur s'accroît. En même temps, sa chromaticité augmente dans les préparations fixées (*Sphagnum*, pl. XVIII, fig. 10 et 11). Au plaste foliacé des cellules spermatogènes succède donc, dans les spermatides, un élément oblong dont le *stroma* plus épais est encore chlorophyllien. En somme, tout se passe comme si, en l'absence de division cellulaire, le plaste distendu et aminci récupérait une structure telle qu'elle peut être observée dans une cellule primordiale d'anthéridie. Dans la plupart des cas, le *stroma* reste homogène. Chez *Sphagnum* (pl. XVIII, fig. 10 et 11), il présente parfois une réticulation peu apparente.

Une ultime bipartition du plaste de la spermatide fait suite au rétrécissement de sa surface. La région médiane s'amincit et les deux extrémités s'écartent (*Catharinea*, pl. XV, fig. 3 et 5, *Funaria*, pl. XVII, fig. 8, *Sphagnum*, pl. XVIII, fig. 12 et 13). Ainsi que le montrent les figures, une région effilée persiste plus ou moins longtemps entre les deux plastes-fils.

Si la constriction s'effectue dans la région médiane, ces deux éléments, une fois séparés, sont identiques. Souvent la bipartition est inégale; ils présentent alors de légères différences de taille (*Sphagnum*, en particulier, pl. XVIII, fig. 13). Un léger reflet chlorophyllien persiste au niveau de chacun d'eux (*Catharinea*, pl. XIV, fig. 29, 31 et 32).

Généralement, le *stroma* de ces plastes ne présente pas de structure (*Sphagnum, Catharinea*); ils ont l'aspect de disques aplatis assez fortement sidérophiles sur toute leur étendue. Plus tard, leur centre devient moins chromophile et leur pourtour se colore fortement par les colorants basophiles. Chez *Funaria* (pl. XVII, fig. 7 à 12), ils présentent un aspect morulaire. Leur *stroma* est irrégulièrement mamelonné de granulations saillantes, comparables à de volumineux *grana*. Cette structure n'a cependant pas été observée *in vivo*. Il est possible qu'elle résulte de la contraction du *stroma* plastidaire, consécutive à la réduction de surface du plaste dans la spermatide. Aucune trace d'amidon n'a été décelée dans ces trois espèces au début de cette évolution.

Les plastes des spermatides furent identifiés par Sapehin (1913) qui suivit leur filiation à partir d'éléments identiques des cellules spermatogènes. Nos résultats confirment donc et étendent à de nouvelles espèces les descriptions de cet auteur. Il nous faut maintenant rapprocher nos observations des interprétations différentes données par plusieurs cytologistes. Au sujet de la structure des spermatides, il règne en effet de grandes divergences d'opinions, dues en partie à l'absence d'études rigoureuses, sur l'évolution chronologique de ces spermatides. La complication de la terminologie n'a pas simplifié, d'ailleurs, la tâche de ceux qui nous ont précédé.

Arens (1907) a remarqué un corps volumineux, arrondi, dans la spermatide de *Mnium hornum*, mais il n'a pu préciser son origine; il le vit s'appliquer contre le blépharoplaste qui lui-même est au contact du noyau : c'est un *Nebenkörper;* par la suite, il se vacuolise et disparaît. De même, J. et W. Van Leeuwen-Reijnvaan (1908) ont observé chez *Polytrichum formosum* une masse intracytoplasmique analogue *(chromatoïde-Nebenkörper)* dont l'existence est fugace. Une extrusion nucléaire serait, d'après eux, à l'origine de cette formation. Mais les descriptions de ces auteurs ne laissent point de doute

sur la véritable nature de ces éléments; il s'agit des plastes étudiés précédemment. Il en est de même du corps décrit par Wilson (1911) sous le nom de *limosphère* dans les spermatides de *Mnium hornum* et d'*Atrichum undulatum*. Elle résulte de la juxtaposition d'éléments de plus petite taille; elle est généralement accompagnée d'un corps accessoire. Walker (1913) et Woodburn (1915) reconnurent eux aussi l'existence d'un corps colorable au sein du cytoplasme de la spermatide. Mais alors que, pour le premier de ces auteurs, il a pour origine une extrusion nucléaire, c'est pour le second une vacuole dont l'existence est transitoire.

Allen (1917) étudia également la spermatide de *Polytrichum juniperinum*. Lorsque le blépharoplaste commence à s'allonger, « un grand corps sphérique, la limosphère, apparaît, située en des endroits variés dans le cytoplasme. Dans cette position, elle se divise inégalement; sa portion la plus plus petite devient le corps apical, la plus grande conserve l'apparence de la limosphère... ». Les descriptions et les figures fournies par Allen correspondent à celles que nous avons données pour les plastes des spermatides mais, de même que cet auteur ne put interpréter correctement les *plaques kinoplasmiques* décrites aux sommets des fuseaux des mitoses, il ne reconnut pas la vraie nature de la limosphère; il émit l'hypothèse qu'elle se forme par condensation d'une partie du cytoplasme.

L'opinion de Bowen (1927) concorde avec celle de Sapehin sur l'existence d'un plaste dans les cellules spermatogènes jeunes; il n'a pu, cependant, suivre son évolution jusqu'à après la dernière mitose. Ainsi qu'Allen le fit antérieurement, il reconnut l'existence d'une limosphère dans le cytoplasme des spermatides; pour cet auteur, elle résulte de la juxtaposition de « *plaquettes osmiophiles* ». Bowen suivit également la division de la limosphère; une moitié s'allonge et s'effile, constituant le corps apical, alors que la limosphère proprement dite passe à la partie postérieure de l'anthérozoïde.

A la suite d'observations sur *Polytrichum formosum* et sur différents *Mnium*, les conclusions de Motte (1928) vinrent en opposition avec les idées de la plupart des auteurs qui l'avaient précédé. N'ayant pu reconnaître l'existence d'un plaste unique dans les cellules spermatogènes, il repoussa les

conclusions de Sapehin. Il reconnut cependant l'existence d'amidon dans les spermatides au sein d'une « vésicule amylifère » dont le contour a une « valeur mitochondriale ». Chez *Mnium spinosum,* lorsque le noyau apparaît arqué, la condensation de grains mitochondriaux engendre une masse assez régulière, « le corps mitochondrial ». Cette formation possède un appendice qui sécrete un grain d'amidon rapidement résorbé. Finalement, le corps mitochondrial (homologue de la limosphère de Wilson) coiffe l'extrémité nucléaire à la façon d'un capuchon. Motte reconnut donc l'existence d'un organite cytoplasmique amylogène; l'attachement trop exclusif de l'auteur aux idées initiales de Guilliermond (chondriome homogène) explique en partie son interprétation. Il appuie, d'autre part, son hypothèse sur les comparaisons fournies par l'étude de la spermatogénèse animale; dans les spermatozoïdes de beaucoup d'Invertébrés, un *Nebenkern* (Butschli [1871]) ou un *Mitochondrienkörper* (Meves [1900]) furent en effet considérés par différents auteurs comme des amas de mitochondries; ces descriptions ne furent pas sans influencer Motte sur la nature véritable du corps cytoplasmique de la spermatide des Mousses.

Weier (1931) confirma l'opinion de Sapehin sur la continuité du plaste dans les spermatides; il nota la réduction de sa taille après la dernière mitose, de même que sa structure plus granulaire que fibrillaire. Ceci correspondrait à une texture plus serrée et permettrait d'expliquer la constitution mûriforme des plastes de la spermatide de *Funaria.* On regrette cependant que l'auteur conserve à cette formation le nom de « limosphère », qu'il considère comme un « dérivé du plaste », alors qu'en réalité elle est ce plaste lui-même. Weier suivit la division de la limosphère en deux parties inégales dont la plus petite devient le corps apical alors que la plus grande s'attache à l'extrémité postérieure du noyau.

Si nous résumons les principaux de ces résultats, nous constatons que plusieurs auteurs ont décrit un ou deux corps cytoplasmiques dans la spermatide des Mousses; leur étude a donné lieu à de multiples interprétations. Ces organites ont été appelés : *Nebenkörper,* limosphère, corps mitochondrial, etc. Leur origine varie suivant les cytologistes. Pour les uns, ils naissent *de novo;* pour les autres, ils dérivent d'extru-

sions nucléaires ou de la fusion de mitochondries, voire même du vacuome. Or, on reconnaît en ces éléments de véritables plastes dont deux auteurs seulement, Sapehin et Weier, découvrirent la nature exacte. Tous les cytologistes que nous avons cités s'accordent, d'autre part, à noter l'apparition de ces corps cytoplasmiques après la dernière mitose et avant les modifications morphologiques du noyau. C'est précisément à ce moment que le plaste de la spermatide subit une réduction de taille, devient plus chromophile et se divise une dernière fois. L'examen des stades antérieurs était donc indispensable avant d'entreprendre cette étude. Parmi les Bryophytes, la continuité du plastidome jusque dans les cellules spermatogènes et les spermatides ne paraît pas spéciale aux Mousses. Gavaudan (1930) et M^lle^ P. Eftimiu (1933) ont en effet établi que des plastes persistent jusque dans les spermatides de diverses espèces d'Hépatiques.

II. — L'ORIGINE ET LE DÉVELOPPEMENT DE LA CINÉTIDE

Ainsi que nous l'avons fait remarquer (J. Eymé [1952]), la constitution d'une spermatide après la dernière mitose présente de remarquables analogies avec celle d'une cellule-mère de tétraspores. L'une et l'autre possèdent un cytoplasme dense et un vacuome très déshydraté. (L'étude du vacuome de la spermatide se trouve dans les pages qui suivent.) Le plastidome subit dans ces cellules de dernière génération des modifications sensiblement analogues. Mais, cependant, leur destin est différent. Dans l'une, la méiose intervient; elle précède l'édification des spores dont la constitution est fondamentalement analogue à celle des cellules végétatives. Dans l'autre, une formation nouvelle apparaît : un appareil flagellaire, inconnu dans tout autre cellule du gamétophyte ou du sporophyte, provoque d'importantes transformations morphologiques de la spermatide qui évoluait jusque là comme une cellule sporogène. La complexité de cet appareil est beaucoup moins considérable que chez les Protistes. Son rôle cinétique est cependant analogue; une fois achevé, le gamète mâle est en effet capable de déplacement par lui-même, grâce à la

présence de deux flagelles insérés à l'une des extrémités de son corps allongé. Ces flagelles naissent à partir de deux granules qui se comportent vis-à-vis des colorants comme des centrosomes ou, plus exactement, des « cinétosomes », suivant la terminologie de Chatton (1930).

L'appareil cinéto-flagellaire de la spermatide, ou « cinétide », retiendra donc toute notre attention. Les travaux de Chatton ont bien montré, d'ailleurs, tout l'intérêt que présentait cette étude, non seulement chez les Protistes, mais dans tout le règne vivant.

« Le concept de *cinétide*, unité de structure flagellaire qui est calqué sur celui d'énergide, unité de structure caryoplasmatique et, surtout, la notion que la cinétide est douée, dans l'énergide, d'une certaine autonomie par rapport au noyau..., me paraissent utiles à l'interprétation et à la description des structures si diverses et si complexes que nous offrent les Protistes et les éléments flagellés des végétaux et des animaux. » (Titres et travaux, 1938.) La question de l'origine et de l'évolution des cinétosomes sera donc examinée dans ce chapitre. Nous montrerons ainsi quel rôle essentiel jouent ces formations dans l'évolution morphologique de l'anthérozoïde.

A. — La formation des cinétosomes dans la spermatide

Il est un fait, négatif celui-là, sur lequel nous n'avons pas encore attiré l'attention : c'est l'absence de *centrosomes* durant les mitoses des cellules spermatogènes. Ce fait a été constaté par de nombreux cytologistes qui crurent cependant voir apparaître des corpuscules aux sommets du fuseau de la dernière mitose. Or, si on peut apercevoir un organite dans ces régions, il s'agit d'un plaste que ces auteurs ne purent reconnaître (plaques kinoplasmiques d'Allen). On peut cependant suggérer que, vu la petite taille des centrosomes, ils ont pu facilement passer inaperçus dans nos préparations. Il n'en est rien, car si les jeunes spermatides ne possèdent aucun granule analogue à un centrosome, nous avons pu suivre, à partir d'une extrusion nucléaire de chromatine, l'individualisation de deux cinétosomes à partir desquels se constituent deux flagelles.

Plusieurs auteurs ont, bien avant nous, émis l'hypothèse

d'extrusions nucléaires dans le cytoplasme (van Leeuwen-Reijnvaan, Wilson, Walker entre autres), mais leurs descriptions sont imprécises et leurs conclusions ne peuvent être retenues, car ils voient dans ces extrusions l'origine de corps cytoplasmiques tels que limosphère ou *Nebenkörper*.

Les résultats de Ikeno (1903) sur la spermatogénèse d'une Hépatique, *Marchantia polymorpha*, mentionnent également des extrusions nucléaires qui, selon lui, donnent naissance à des centrosomes dont l'existence est inconstante aux pôles des fuseaux mitotiques. Les dernières mitoses s'effectuent en présence de centrosomes desquels dérivent les blépharoplastes situés à la base des flagelles. Chez les Cryptogames vasculaires (Equisétacées, Filicinées), des centrosomes d'origine nucléaire ont été également décrits; Yuasa (1937-1938), en particulier, émit l'hypothèse que le blépharoplaste provient du noyau de la spermatide; s'appuyant sur le fait que le blépharoplaste ne présente pas une réaction de Feulgen positive, cet auteur suppose que c'est le nucléole qui est à l'origine de sa formation. Toutes ces observations ne manquent pas d'intérêt, mais de nouveaux travaux paraissent indispensables pour élucider l'origine des cinétosomes dans ces différents groupes.

B. — Constitution du noyau de la spermatide et extrusion de chromatine dans le cytoplasme chez « Catharinea undulata » (L.) W. et M. (pl. XIV).

Avant de décrire le phénomène de l'extrusion de chromatine, il est utile de préciser la structure du noyau à ce moment (fig. 5 à 17). Après la bipartition de l'unique plaste des spermatides, le noyau présente un diamètre égal environ aux deux tiers de celui de la spermatide. Il possède une structure analogue à celle du noyau des cellules spermatogènes : la chromatine se présente en chromocentres minuscules unis en réticulum; à ce réticulum se superposent, en certains points, des chromocentres plus volumineux, en nombre variable. La réaction de Feulgen indique qu'ils ont une constitution granuleuse et un contour irrégulier; ils paraissent généralement constitués d'un rassemblement dense de chromocentres élémentaires. Ils sont rattachés, par de fines anastomoses de chromatine, à l'ensemble du réseau.

L'un de ces macrochromocentres atteint une taille plus importante que celle des autres. La chromatine qui le constitue s'homogénéise et il reste momentanément relié au réticulum par des trabécules granuleux. L'observation de nombreuses spermatides traitées par la réaction de Feulgen permet alors de remarquer que ce volumineux chromocentre se détache progressivement du réseau de chromatine et passe dans le cytoplasme.

Comme cette extrusion chromatinienne conserve un certain temps son caractère Feulgen-positif, nous avons pu suivre dans un assez grand nombre d'anthéridies sa sortie hors du noyau. Généralement, le macrochromocentre à structure homogène que nous venons de décrire est situé au voisinage de la membrane nucléaire (fig. 8) où une auréole claire le sépare du réticulum. Il fait progressivement saillie en dehors d'elle (fig. 5, 6, 7) et passe entièrement dans le cytoplasme où il se présente sous forme d'une petite sphère Feulgen-positive (fig. 10). Dans quelques cas nous avons observé, au point où le chromocentre est extrus, un étirement de la membrane nucléaire en forme de bec, alors que de fins trabécules rattachent encore le granule extrus au réticulum de chromatine (fig. 6). D'autres fois, nous avons vu l'extrusion nucléaire nettement reliée par un filament de même nature à un chromocentre demeuré intranucléaire (fig. 9 et 18). Dans ce cas, nous avons constaté que ce chromocentre avait une position juxta-nucléolaire (fig. 9) ; le granule de chromatine extrus provient alors de la bipartition d'un macrochromocentre dont la région étirée persiste assez longtemps entre les deux éléments. Lorsque l'extrusion est expulsée dans le cytoplasme, une légère invagination est visible à la surface du noyau (fig. 12). Le nucléole, quoique de volume réduit, persiste dans le noyau des spermatides pendant ces transformations (fig. 5, 6, 9, 12).

Au cours de ces recherches, nous n'avons observé l'extrusion que d'un unique granule de chromatine. Tout en conservant sa forme sphérique, il augmente de taille : cet accroissement de volume s'accompagne d'ailleurs d'une atténuation de sa coloration par la fuchsine. Il se scinde ensuite en deux globules qui conservent leur caractère Feulgen-positif (fig. 11 à 16).

Ces globules ont sensiblement la même taille ou sont légè-

rement inégaux (fig. 13). Ils sont d'abord étroitement accolés, puis se séparent et s'éloignent en même temps du noyau.

Ils augmentent très légèrement de volume et une sorte de vacuole incolore apparaît au centre de chacun d'eux (fig. 17). En même temps, leur affinité pour la fuchsine s'atténue et ils deviennent progressivement Feulgen-négatifs. Il faut alors faire appel à d'autres techniques pour suivre leur destinée dans la spermatide. Après fixation convenable par l'acide osmique ou par divers autres fixateurs, nous les avons colorés par l'hématoxyline. Leur sidérophilie permet de les reconnaître à côté des deux plastes discoïdes décrits par ailleurs, et du noyau qui peut présenter encore une légère dépression en un point de sa surface. Dans des spermatides un peu plus âgées, leur taille régresse nettement, mais leur affinité pour les colorants s'accentue. Ils apparaissent au voisinage de la membrane nucléaire, sous forme de deux granules rapprochés (fig. 19 et 20). Ces formations constituent désormais les « cinétosomes » ou « centrosomes » des anciens auteurs; ils sont, en effet, à l'origine, comme nous allons le montrer, de l'appareil flagellaire (J. Eymé [1953]).

Les spermatides de *Funaria hygrometrica* (pl. XVII) ne sont point aussi favorables à l'observation des premiers stades d'individualisation des cinétosomes. Dans cette espèce, la réaction de Feulgen est faiblement positive dans les noyaux des anthéridies. On s'explique ainşi qu'une extrusion de chromatine puisse facilement passer inaperçue au sein du cytoplasme. Chez *Funaria,* la chromatine se présente en un granulo-réticulum dense. Le nucléole est réduit à une minuscule granulation auprès de laquelle sont généralement accolés deux ou trois macrochromocentres (fig. 7, 8, 9). Plus tard, ces granules chromatiniens se disposent à la périphérie du noyau (fig. 5). L'un d'entre eux fait alors saillie dans le cytoplasme (fig. 2). Il conserve son caractère Feulgen-positif, tandis qu'un fin prolongement de même nature le relie au réseau de chromatine (fig. 2 et 3). Dans certaines spermatides, nous avons observé deux granules chromatiniens dus vraisemblablement à la bipartition de l'extrusion. Ils perdent progressivement leur propriété de recolorer le réactif de Schiff; nous les avons alors colorés par l'hématoxyline. Ce sont deux granules sidérophiles situés côte à côte au voisinage du noyau (fig. 7,

11 et 12). Ils se disposent par la suite en des points quelconques du cytoplasme où ils émettent respectivement un flagelle. Après formation des cinétosomes, quelques chromocentres apparaissent à nouveau au centre du noyau (fig. 13 à 15).

La difficulté de suivre une extrusion chromatinienne est encore plus accentuée chez *Sphagnum cymbifolium*. Rarement, en effet, nous avons observé deux granules Feulgen-positifs dans la spermatide. Par contre, deux cinétosomes sidérophiles sont presents au voisinage du noyau, comme chez *Funaria* ou *Catharinea* (pl. XVIII, fig. 13). Une invagination du noyau est fréquemment visible à ce moment. Elle indique sûrement leur origine. Il faut reconnaître, toutefois, que ni chez *Funaria*, ni chez *Sphagnum*, nous n'avons observé les transformations décrites chez *Catharinea*. De nouvelles observations sont donc nécessaires. La similitude des premiers et derniers stades permet cependant de penser que, dans ces deux espèces, les cinétosomes tirent leur origine, comme chez la precédente, d'un grain de chromatine expulsé du noyau.

C. — L'émission des flagelles et la constitution de la cinétide

Si tous les cytologistes qui ont étudié la spermatogénèse des Muscinées sont bien d'accord pour reconnaître que l'anthérozoïde porte deux flagelles insérés à sa partie apicale, il règne une certaine confusion lorsqu'il s'agit d'expliquer le développement de l'appareil flagellaire. Par ses recherches sur *Marchantia*, Ikeno (1903) a montré le grand intérêt que présente l'étude des anthérozoïdes dans le règne végétal, et en particulier l'importance qu'il faut attacher au « blépharoplaste » (cinétosome porteur de flagelles, suivant l'ancienne terminologie).

Des auteurs plus récents furent influencés par les résultats de Sharp (1912) sur les spermatides d'*Equisetum*.

Dans ce matériel, il se constitue, à partir d'un centriole, un cordon homogène allongé en spirale, porteur de nombreux flagelles; c'est un blépharoplaste analogue à celui décrit chez *Zamia* par Webber (1897 et 1901). A la suite de ces travaux, Woodburn (1913) décrivit dans la spermatide de diverses Hépatiques un « blépharoplaste » analogue. C'est d'abord un

bâtonnet qui, en s'allongeant, constitue un filament colorable; il vient ensuite ceinturer la spermatide à sa périphérie. Le noyau prend la forme d'un croissant et fusionne plus ou moins avec ce filament qui devient indistinct. Finalement, deux flagelles se développent à l'une des extrémités de ce blépharoplaste linéaire. Woodburn compléta ces observations par l'étude des spermatides de *Mnium affine* (1915), qui présentent sensiblement la même structure.

Wilson (1911) décrivit, chez diverses espèces, un blépharoplaste filamenteux analogue, cerclant la spermatide et donnant naissance, à une de ses extrémités, à deux flagelles. Walker (1913) aperçut également, dans des préparations de spermatides de *Polytrichum*, un filament en forme de ruban arqué, issu d'une extrusion nucléaire; ce ruban, d'abord disposé librement dans le cytoplasme, rejoint un blépharoplaste punctiforme d'origine centrosomienne. Deux flagelles se détachent de la région antérieure du ruban arqué qui, finalement, fusionne avec le noyau.

Les conclusions d'Allen (1917) ne diffèrent sensiblement pas de celles de Wilson ou de Walker : un blépharoplaste allongé et arqué s'individualise dans le cytoplasme, mais prend naissance, d'après cet auteur, au niveau d'un granule qui joue le rôle de centrosome, à un pôle de la dernière mitose. Le noyau vient ensuite au contact du blépharoplaste et s'étend le long de celui-ci; le blépharoplaste ne peut plus être distingué, par la suite, du noyau, sauf à son extrémité, à laquelle se rattachent les deux flagelles.

Avec ces travaux déjà anciens, il faut mentionner ceux plus récents de Bowen (1927) et Weier (1931). Ces auteurs pensent que le centrosome (présent dès la dernière mitose) s'allonge très légèrement et s'applique au corps apical. Deux cils naissent ensuite de ce centrosome légèrement étiré (qui joue le rôle de blépharoplaste). Il n'y aurait donc pas naissance de blépharoplaste allongé et arqué, comme l'avaient décrit les auteurs plus anciens.

Observations personnelles

L'individualisation des cinétosomes dans le cytoplasme est rapidement suivie de leur juxtaposition; ils constituent désor-

mais un granule unique, de forme oblongue, au sein duquel ils restent confondus durant toutes les transformations morphologiques de la spermatide (pl. XIV, XVII et XVIII). Dans quelques cas favorables, ainsi que nous le verrons plus loin, nous avons mis en évidence deux corpuscules au niveau du corps apical de l'anthérozoïde mûr; il s'agit vraisemblablement des cinétosomes qui peuvent être à nouveau distingués séparément lorsque l'évolution morphogénique du gamète est terminée.

La réunion des cinétosomes en un seul globule est immédiatement suivie de la naissance, à son niveau, d'un cordon trapu, également sidérophile; son allongement est rapide et entraîne simultanément un rétrécissement de son calibre. Dans les trois espèces étudiées, ce filament est d'abord situé dans une position quelconque à l'intérieur du cytoplasme. La nécessité d'examiner des spermatides en coupes extrêmement minces pourrait laisser croire que plusieurs filaments analogues naissent à ce moment dans ces cellules (*Catharinea,* pl. XIV, fig. 21 à 24; *Funaria,* pl. XVII, fig. 13 à 16; *Sphagnum,* pl. XVIII, fig. 14 et 15). L'examen de nombreuses spermatides (sur coupes et sur frottis) prouve, au contraire, qu'il n'en est rien : le filament sidérophile né des cinétosomes s'incurve et s'accole à la limite externe du cytoplasme (pl. XIV, fig. 25 à 28 et fig. 30; pl. XVII, fig. 17 à 19) ; *in vivo,* on le voit ceinturer la spermatide à sa périphérie, où il apparaît sous forme d'un cordon d'aspect réfringent (pl. XIV, fig. 29, 31 et 32). Il s'étire considérablement et atteint deux fois et demie environ la longueur de la circonférence de la spermatide; ceci explique que, sur des coupes minces, on ne puisse en voir que des portions. Faute d'avoir suivi son développement complet, certains ont même considéré l'un de ces tronçons comme un « blépharoplaste » allongé, porteur de flagelles. L'évolution ultérieure de la spermatide exclut, nous allons le voir, cette hypothèse.

En effet, le filament sidérophile issu des cinétosomes n'est pas un élément simple; il est constitué de deux flagelles accolés et momentanément indiscernables. Ils ne deviennent distincts l'un de l'autre que lorsque leur croissance est achevée. La fin de cette évolution peut être observée dans les spermatides de *Funaria* représentées sur la pl. XVII (fig. 19 à 23).

Dès qu'il est possible de noter leur séparation, les flagelles apparaissent entrelacés suivant deux lignes hélicoïdales. Ils s'écartent par la suite et leur trajet devient sensiblement parallèle à la périphérie de la spermatide, leurs racines demeurant confondues (pl. XVII, fig. 21).

Ainsi, donc, la cinétide a atteint son complet développement, alors que le noyau est encore sphérique et que deux plastes discoïdes, légèrement chlorophylliens, peuvent être reconnus dans le cytoplasme. La spermatide subit alors les modifications morphologiques qui lui donnent son aspect définitif de gamète. Avant de décrire cette évolution, nous mentionnerons un détail de structure qui resta, pour nous, longtemps énigmatique. Les deux flagelles juvéniles issus des cinétosomes, portent en effet, à leurs racines, un renflement court en forme de bourrelet, présentant la même sidérophilie. Ce renflement basilaire persiste lorsque les deux flagelles sont accolés en un cordon (*Catharinea,* pl. XIV, fig. 22 et 25 à 28; *Funaria,* pl. XVII, fig. 13 à 18). Après l'accolement des cinétosomes au « corps apical » [1], il devient difficile d'en suivre la destinée. Il paraît avoir totalement disparu lorsque l'anthérozoïde arrive à maturité.

Il est certain que ce renflement basilaire fut remarqué par Bowen et Weier, dont nous avons rapporté les travaux. Pour ce dernier auteur, il constitue une production du centrosome. Les flagelles se détachent de l'une de ses extrémités; il jouerait donc le rôle de blépharoplaste. Or, l'existence, sur l'anthérozoïde mûr, des deux cinétosomes distincts à la naissance des flagelles, ne nous permet pas de partager cette opinion. D'autre part, la confrontation des faits que nous rapportons et des observations relatives aux centrosomes de la cellule animale, nous autorise à émettre une hypothèse sur la nature de ces renflements basilaires. Il est possible que les granules non chromophiles visibles au centre des globules chromatiniens extrus du noyau constituent uniquement les véritables cinétosomes. Cette structure peut d'ailleurs être rapprochée de celle décrite par Sharp (1912) chez *Equisetum arvense;* le centre des cinétosomes est occupé, là également, par un granule qui, pendant un certain temps, ne fixe pas les colo-

(1) Au sujet du « corps apical », voir pp. 119 et 121.

rants. Chez les Muscinées examinées, ce granule seul pourrait donner naissance à un flagelle. Sous l'effet de sa poussée dans le cytoplasme, le reste de l'extrusion nucléaire (ou centrosphère) s'étirerait et constituerait le bourrelet basilaire visible sur les figures précitées. Celui-ci persiste un certain temps sous forme d'une gaine qui enveloppe la racine des deux flagelles isolés ou accolés.

La comparaison de nos résultats avec ceux des auteurs qui nous ont précédé peut être résumée très brièvement. Il n'y a pas, dans la spermatide des Muscinées, de blépharoplaste allongé, au sens où l'entendaient Webber ou Woodburn. S'il est vrai que les flagelles restent accolés entre eux un court laps de temps et constituent un cordon sidérophile, ils sont toujours issus de deux cinétosomes granuleux sur lesquels ils restent insérés. Il n'y a jamais fusion de ce cordon avec le noyau. Il s'effile tout en restant individualisé et, en fin d'évolution, il laisse voir la dualité de sa constitution due à l'accolement de deux flagelles originellement indépendants.

III. — LES MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES DE LA SPERMATIDE APRÈS LA FORMATION DE LA CINÉTIDE.

Les modifications morphologiques de la spermatide sont liées à la présence de la cinétide dans le cytoplasme. En effet, l'activité cinétique de l'appareil flagellaire ne se borne pas à entraîner l'anthérozoïde mûr dans un mouvement hélicoïdal; elle se manifeste beaucoup plus tôt et débute lorsque les flagelles atteignent leur taille définitive. Il y a manifestement apparition dans la cellule d'une « force susceptible d'orienter les micelles de la caryolymphe ou du cytoplasme » (Guilliermond, Mangenot, Plantefol [1931]). Ceci est dû à la présence des cinétosomes qui exercent une attraction particulière sur l'un des deux plastes ainsi que sur le noyau de la spermatide.

On constate, tout d'abord, un rapprochement, puis un accolement de la racine flagellaire avec l'un des deux plastes présents dans la spermatide. Désormais, et jusqu'à la maturité du gamète, ce plaste reste joint aux cinétosomes; comme

ceux-ci se situent, en fin d'évolution, à l'extrémité antérieure du noyau, nous le désignerons, avec les auteurs qui nous ont précédé, sous le nom de « plaste apical » ou « corps apical » *(Catharinea,* pl. XIV, fig. 28, et pl. XV, fig. 2; *Funaria,* pl. XVII, fig. 21 et 23; *Sphagnum,* pl. XVIII, fig. 17 à 21).

L'attraction que présentent les cinétosomes pour l'un des deux plastes doit être soulignée. C'est là un nouvel exemple d'une propriété des cinétosomes, déjà constatée chez divers organismes. Chez les Ciliés, Chatton et Brachon (1935) ont fait remarquer que la distribution du chondriome à la périphérie du cytoplasme semble très précisément régie par le voisinage des cinétosomes; c'est ainsi que l'on constate la présence de bandes mitochondriales entre les cinétides, ou de mitochondries suspendues aux cinétosomes eux-mêmes. La présence de l'appareil parabasal au voisinage du blépharoplaste des Flagellés s'explique également, pour Chatton, par la puissance attractive qu'exerce le cinétosome sur ce corps. Sans homologuer le chondriome des Ciliés ou le parabasal des Flagellés avec le plaste apical des spermatides de Muscinées, il nous a paru cependant intéressant de noter l'analogie de comportement de ces différentes formations vis-à-vis des cinétosomes.

La puissance attractive des cinétosomes ne se limite pas là; c'est elle qui est responsable de l'étirement que l'on constate en un point de la surface du noyau. Ce point est précisément le plus rapproché des cinétosomes et du plaste apical *(Catharinea,* pl. XV, fig. 1; *Sphagnum,* pl. XVIII, fig. 18 à 21). L'étirement de la substance nucléaire débute par l'apparition d'une apophyse nucléaire en forme de bec, dont l'extrémité entre en contact avec le complexe cinétosomes-plaste apical. Cette apophyse nucléaire s'allonge, et la masse du noyau, qui à ce moment se trouve rejeté à la périphérie de la spermatide, subit un étirement. L'extrémité apicale du noyau (voisine des cinétosomes) est effilée; à l'opposé, l'extrémité distale est d'abord massive, puis s'effile à son tour, lorsque l'étirement progresse. Le noyau, littéralement entraîné à la suite des cinétosomes et du plaste apical, dans un mouvement circulaire à la périphérie de la spermatide, prend ainsi la forme d'un croissant. La région médiane de celui-ci s'amincit progressivement; le noyau prend alors l'apparence d'un fila-

ment allongé, vermiforme, décrivant un trajet sensiblement hélicoïdal (*Catharinea*, pl. XV en particulier). Le rôle des cinétosomes fut également reconnu par Sharp (1912) durant la spermatogénèse des *Equisetum* et par Chamberlain (1907-1916) dans celle des *Cycadales*. Chez ces espèces, le noyau s'étire en spirale, comme chez les Muscinées, et s'applique contre les cinétosomes qui exercent leur pouvoir attractif sur tout le contenu des spermatides.

Les modifications morphologiques du noyau sont accompagnées d'un remaniement complet de la disposition du cytoplasme de la spermatide. Lorsque l'apophyse nucléaire s'étire et que son extrémité vient au contact des cinétosomes, le plaste apical et les racines flagellaires font saillie à l'extérieur du cytoplasme de la spermatide. Le complexe plaste apical-cinétosomes constitue dès ce moment une sorte de bouton céphalique allongé, à la suite duquel s'étirent non seulement le noyau, mais aussi le cytoplasme engainant. Quand l'anthérozoïde est définitivement constitué, le cytoplasme est disposé régulièrement autour du noyau, en une couche enveloppante qui s'amincit constamment au cours de la maturation.

Lorsque l'anthéridie est déhiscente, la couche de cytoplasme, devenue extrêmement mince, ne peut pratiquement plus se distinguer du noyau filamenteux. Le renflement que l'on constate dans la partie distale du corps de l'anthérozoïde est occupé par le second plaste de la spermatide. Au cours de cette évolution, nous avons pu suivre, grâce aux colorations vitales, la présence d'un vacuome à l'intérieur du cytoplasme engainant, et ceci jusqu'à un stade avancé de maturation.

Le passage de la forme sphérique à celle d'un croissant, puis à celle d'un mince ruban hélicoïdal, ne résulte donc pas, comme le croyaient les anciens auteurs, d'une simple invagination de la spermatide. Il est la conséquence d'un étirement continu de tout le contenu de la spermatide qui se trouve entraîné dans le déplacement du bouton céphalique.

En résumé, c'est aux cinétosomes de la spermatide qu'il convient d'attribuer cette action morphogène; elle est la conséquence de la faculté d'attraction qu'ils possèdent vis-à-vis du plaste apical et du noyau.

A. — Le corps apical

La présence d'un « corps apical » fut constatée depuis longtemps à l'extrémité antérieure du noyau spiralé. Nous rapportons ici les descriptions de deux auteurs dont les travaux ont été considérés pendant longtemps comme définitifs.

Allen (1917) décrivit le corps apical de l'anthérozoïde de *Polytrichum juniperinum*. Ce corps tire son origine de la « limosphère »; celle-ci se divise inégalement, « sa portion la plus petite devient le corps apical, la plus grande conserve l'apparence de la limosphère avant sa division, et on lui conserve le même nom... ». Cette description coïncide, nous le verrons, avec nos propres observations. Mais Allen, adoptant les conceptions de Wilson, n'a pas reconnu la nature plastidaire de la « limosphère », aussi son interprétation ne peut être retenue.

Les observations de Weier (1931) doivent également être signalées. Cet auteur vit la « limosphère » se différencier légèrement et émettre un bourgeon qui forme progressivement le corps apical. Les descriptions de Weier, effectuées uniquement sur matériel fixé, restent exactes dans l'ensemble. Mais, de même que nous l'avons fait remarquer plus haut, la « limosphère » n'est pas un dérivé quelconque du plaste, mais un vrai plaste, tout à fait analogue à celui décrit pendant la multiplication des cellules spermatogènes; sa taille plus réduite et sa structure moins lâche le rendent toutefois plus sidérophile. Les conclusions de cet auteur, relatives à la nature du corps apical, ne peuvent donc être acceptées sans réserves. Aussi, malgré l'intérêt de ces recherches, il nous a paru nécessaire de reprendre l'étude du corps apical, de préciser son origine et de suivre ses modifications de structure au cours de la maturation du gamète mâle.

Observations personnelles

Au moment où les cinétosomes apparaissent dans la spermatide de *Catharinea,* la bipartition de l'unique plaste s'achève. Il est possible de voir un certain temps entre les deux plastes-frères qui en dérivent, la région intermédiaire qui s'étire et finalement se rompt en son milieu. Les deux

plastes engendrés sont de taille sensiblement égale. Ils se présentent *in vivo*, sous forme de deux disques minces et aplatis, au *stroma* légèrement chlorophyllien et dépourvu de structure, tout au moins au début de cette évolution.

Par la suite, ils possèdent une structure granulaire analogue à celle observée sur des plastes de cellules végétatives; à ce stade, l'iode ne révèle aucune inclusion amylacée à leur niveau (pl. XV, fig. 1 et 2).

Lorsque le développement de la cinétide est achevé, les cinétosomes et les racines flagellaires s'accolent au pourtour circulaire de l'un de ces plastes [1]. Dès lors, ce dernier subit une série de modifications qui lui font perdre ses caractères propres. On constate tout d'abord une ovalisation et un amincissement du *stroma* qui s'étire parallèlement aux flagelles; en même temps, sa structure devient plus finement granulaire et disparaît totalement (pl. XIV, fig. 28, et pl. XV, fig. 1 et 2). La teinte chlorophyllienne s'atténue et devient indiscernable. Par suite de sa plasticité, il se déforme lorsque le noyau s'allonge. Replié en une sorte de capuchon autour de l'extrémité nucléaire antérieure, il constitue avec les cinétosomes le « bouton céphalique » que nous avons précédemment décrit. Il se présente à l'apex du noyau sous forme d'une crosse légèrement recourbée, puis d'un fuseau allongé (pl. XV, fig. 33 à 39, et pl. XVI, fig. 1 à 10). L'accentuation de la structure nucléaire par l'eau acétique faible (1 p. 1.000) permet de le distinguer durant la plus grande partie de la maturation du gamète mâle.

En fin d'évolution, son accolement à l'extrémité apicale du noyau est si parfait qu'il n'est plus possible de préciser sa forme exacte : c'est un liseré extrêmement mince, de 5 à 6 μ de long, qu'il est difficile de discerner au moment de la déhiscence de l'anthéridie (pl. XVI en particulier).

Nous avons également suivi, après diverses fixations et colorations, l'évolution de ce plaste apical; les résultats de cette étude confirment les descriptions précédentes. Lorsque les cinétosomes et les racines flagellaires s'accolent à son pourtour, il présente les mêmes caractères de colorabilité que le second plaste; on constate à ce moment que la région

(1) Ainsi que nous l'avons indiqué, c'est le plaste le plus voisin des cinétosomes qui est attiré vers les racines flagellaires.

périphérique annulaire de ces plastes présente une sidérophilie plus accentuée que la région centrale. Ce caractère s'accuse par la suite chez le plaste apical étiré en fuseau, à l'extrémité antérieure du noyau. Généralement, la région interne de ce fuseau reste incolore, alors que le pourtour prend fortement l'hématoxyline. Il convient cependant de préciser que, souvent, ce pourtour présente, en un point, une région plus mince ou totalement incolore.

Le plaste apical du gamète de *Sphagnum* (pl. XVIII, fig. 17 à 21) présente des caractères analogues à ceux de *Catharinea*. Il s'applique à l'extrémité antérieure des flagelles et empêche de discerner les cinétosomes. Son pourtour est plus chromophile que la région centrale. Il subit à l'avant du noyau (où il est toujours situé vers l'extérieur de la spermatide) les mêmes modifications (pl. XIX). Il constitue un renflement allongé à la tête de l'anthérozoïde. D'abord en forme de massue (fig. 12 à 15), il s'amincit et s'effile par la suite (fig. 17, 19 et 25). On ne peut plus, finalement, le distinguer du noyau. Sa limite postérieure paraît cependant indiquée par le point d'émergence de l'un des deux flagelles.

Ces résultats nous amènent à nous demander quelle est la signification de l'évolution du plaste apical. Il apparaît clairement que le comportement différent des deux plastes de la spermatide est influencé par leur situation respective vis-à-vis des cinétosomes. Alors que le plaste situé dans la région postérieure de l'anthérozoïde conserve ses caractères morphologiques ainsi que son pouvoir amylogène, le plaste apical subit une sorte de dégénérescence sous l'influence de l'attraction qu'exercent sur lui les cinétosomes. Dès qu'il est accolé à l'extrémité antérieure du noyau, sa forme est peu à peu modifiée; à maturité complète, le « corps apical » ne peut plus être assimilé à un plaste, car il n'en possède plus aucun attribut.

Ce fait n'est d'ailleurs pas le seul exemple que l'on connaisse de la différenciation d'un plaste au voisinage de cinétosomes. Le cas des gamètes de Phéophycées étudiés par Kylin (1916) et par Mangenot (1921) doit, à ce point de vue, être rapproché des spermatides de Muscinées. Ces cellules possèdent un chromatophore ainsi qu'un *stigma* coloré par des substances caroténoïdes. Or, il résulte des travaux de ces auteurs que le

stigma représente un plaste différencié. Le *stigma* des Euglènes n'aurait pas une origine différente. Dans ces différents exemples, il semble que les cinétides puissent être tenues pour responsables de ces transformations morphologiques et structurales.

B. — L'évolution du noyau de la spermatide

Nous avons décrit plus haut les principales étapes des modifications morphologiques du noyau. Ce sont les remaniements internes de la chromatine qui vont être étudiés maintenant. C'est grâce à la réaction de Feulgen que nous avons pu suivre l'évolution de la structure nucléaire durant l'édification de l'anthérozoïde. Les stades essentiels de cette évolution ont été retrouvés dans les trois espèces considérées.

Le noyau de la spermatide de *Catharinea* (pl. XIV) conserve une forme sphérique tant que dure l'allongement des flagelles. Sa structure est identique à celle que nous avons décrite lorsque la spermatide s'individualise. La chromatine se présente sous forme de chromocentres de très petite taille, en « grains de chapelet » alignés le long de trabécules extrêmement délicats, unis en réticulum. Des chromocentres plus volumineux sont également portés par ce même réticulum. Le nucléole persiste au sein de ces noyaux et, fréquemment, de minuscules chromocentres adhèrent à sa surface. Dans certains cas, ces chromocentres juxtanucléolaires ne paraissent pas reliés au réseau de chromatine; d'autres fois, de fines anastomoses les y rattachent (fig. 25 à 28 et fig. 30).

On constate, avant toute modification morphologique, un léger gonflement du noyau de la spermatide. La plupart des volumineux chromocentres se dissocient au profit des plus fines granulations de chromatine; la taille de tous les éléments chromatiniens du noyau a ainsi tendance à s'uniformiser. Un ou deux chromocentres arrondis restent cependant légèrement plus importants que les autres éléments. La chromaticité du nucléole s'atténue et sa taille se réduit sensiblement. On ne peut préciser si des inclusions Feulgen-positives persistent dans le nucléole à ce moment.

Quand l'édification de la cinétide est achevée, la substance nucléaire s'étire d'abord en un point voisin des cinétosomes

(Catharinea, pl. XV). Le premier résultat de cet étirement est la formation d'une apophyse de forme conique (fig. 1 et 6) dont l'extrémité est coiffée du plaste apical et des cinétosomes. L'extrémité opposée, plus massive, s'effile à son tour, si bien que le noyau acquiert la forme d'un croissant (fig. 7, 8 et 10). La région médiane s'amincit progressivement jusqu'à ce que le noyau ait terminé son allongement et présente un diamètre sensiblement uniforme. Ces modifications morphologiques sont accompagnées de remaniements internes qui paraissent dus, jusqu'à un certain moment, aux déformations physiques subies par le noyau tout entier. En effet, les mailles du réseau chromatique sont étirées suivant l'allongement de l'apophyse nucléaire (fig. 6, 7 et 8). Puis c'est tout l'ensemble du réseau qui subit une orientation longitudinale lorsque le noyau prend une forme de croissant. On remarque alors que les granulations moniliformes ont tendance à s'effacer pour faire place à de fins filaments de diamètre uniforme (fig. 18 à 20) ; ils constituent ensuite, par coalescence, des filaments longitudinaux plus importants (fig. 22).

Des remaniements d'un autre ordre apparaissent alors dans la structure de la chromatine nucléaire. Ils sont dus vraisemblablement à des phénomènes intranucléaires que nous essaierons d'analyser par la suite. Nous les décrirons brièvement en renvoyant aux figures qui représentent les étapes essentielles de cette évolution. La méthode de Feulgen permet de constater que la chromatine se dispose principalement à la périphérie du croissant nucléaire (pl. XV, fig. 13). Puis une lame chromatique longitudinale apparaît suivant l'axe du noyau. Sur une coupe transversale par rapport à cet axe, la bande chromatique apparaît comme une cloison médiane rejoignant deux régions de la surface nucléaire diamétralement opposées (fig. 12, 13, etc.). Cette cloison longitudinale se clive alors sur toute sa longueur, provoquant la division du noyau en deux cordons parallèles qui, d'abord hémicylindriques, arrondissent progressivement leur section (fig. 14 et 16, fig. 23 à 27). Ces deux éléments, d'abord accolés, s'écartent ensuite l'un de l'autre. La chromatine est toujours située à la périphérie de chacun d'eux, l'intérieur étant vraisemblablement occupé par la caryolymphe. Ce stade est suivi d'un rétrécissement du diamètre de chaque demi-noyau. Chacun

présente alors une série de renflements réguliers provoqués apparemment par la spiralisation des filaments de chromatine dont nous avons suivi l'origine à partir du réseau (fig. 25). Le rapprochement des spires, et peut-être aussi un accroissement quantitatif de chromatine, font ensuite disparaître toute structure au niveau des deux cordons nucléaires. Ils se présentent à ce moment avec un diamètre régulier et sont entièrement Feulgen-positifs (fig. 29).

Le stade qui suit se déroule rapidement (fig. 28 à 32) : les deux cordons nucléaires s'enlacent, chacun décrivant une ligne hélicoïdale. Leur accolement devient si parfait que le noyau se présente finalement sous forme d'un cordon simple, entièrement Feulgen-positif, de diamètre régulier, avec les extrémités très légèrement effilées; sa longueur à ce moment atteint une fois et demie environ celle de la circonférence de la spermatide. Telle est la structure du noyau avant la maturité totale de l'anthérozoïde; cette structure persiste sans changement jusqu'au moment de la déhiscence de l'anthéridie.

Au cours des transformations du noyau que nous venons de décrire, nous n'avons pas fait allusion au nucléole ni à son évolution. Nous avons déjà fait remarquer qu'il devient moins chromophile pendant le gonflement nucléaire. Lorsque le noyau prend la forme de croissant, il régresse partiellement, puis sa taille reste constante. Nous n'avons pu le mettre en évidence quand le noyau se fissure longitudinalement. Nous supposons qu'il a totalement disparu et que la substance nucléolaire a été utilisée pendant l'édification de la structure filamenteuse qui précède la spiralisation.

Les modifications morphologiques du noyau de *Funaria* (pl. XVII) sont également précédées d'un léger gonflement nucléaire. Les granulations de chromatine se groupent suivant des alignements moniliformes, principalement dans la région périphérique. On ne distingue plus, à ce moment, le nucléole qui semble avoir disparu pendant le gonflement nucléaire; quant aux micro-chromocentres qui l'accompagnaient, on les trouve dispersés parmi les micro-granulations de chromatine.

Lorsque le noyau acquiert la forme de croissant, la chromatine se dispose également à la périphérie; l'intérieur est occupé par la caryolymphe au sein de laquelle on distingue plusieurs travées transversales (pl. XVII, fig. 25). L'étirement

s'accentuant, les cordons moniliformes, puis les fins trabécules de chromatine s'orientent parallèlement à la plus grande dimension du noyau (pl. XVII, fig. 26). Nous n'avons pu suivre, chez *Funaria*, le détail des phénomènes observés chez *Catharinea;* il est vraisemblable que le noyau subit alors une évolution analogue, car on distingue par la suite deux cordons de chromatine, entièrement Feulgen - positifs. Ils s'entrelacent réciproquement et ne peuvent plus être distingués dans le noyau de l'anthérozoïde mûr.

Il est difficile de distinguer une structure à l'intérieur du noyau globuleux de *Sphagnum* qui paraît constitué d'un granulo-réticulum de chromatine extrêmement dense. Lorsque le noyau est en croissant, une bande longitudinale médiane apparaît à sa surface (pl. XIX, fig. 2 et 3). Des coupes transversales montrent qu'il s'agit en réalité d'une cloison longitudinale qui sépare deux cordons nucléaires. Ceux - ci s'écartent l'un de l'autre; des « ponts » de chromatine sont cependant visibles entre eux pendant un certain temps (pl. XIX, fig. 4). Peu après, ils s'individualisent complètement (fig. 5). A ce stade, le noyau est constitué de deux cordons parallèles indépendants dont la chromatine occupe la périphérie. Dans une phase ultérieure, leur calibre diminue et leur structure devient indiscernable. Ils s'enroulent réciproquement (fig. 6 et fig. 13 à 15) ; leur accolement est si parfait que le noyau du gamète ne présente plus aucune structure (fig. 7). Il faut signaler, en outre, que nous avons pu colorer *in vivo,* par le rouge neutre, les deux cordons chromatiniens du noyau de *Sphagnum* (fig. 26). A ce stade, le colorant vital ne se fixe pas sur le vacuome; il laisse incolore la caryolymphe, mais est retenu électivement par les deux filaments spiralés de chromatine.

Nous signalerons, enfin, dans les trois espèces étudiées, l'existence, au sein de la chromatine des noyaux en croissant, d'une ou deux boutonnières incolores dépourvues de chromatine et de substance nucléolaire (pl. XV, fig. 17, 20 et 30; pl. XVII, fig. 27). Leur apparition régulière durant l'évolution du noyau, avant que se constitue la cloison longitudinale, ainsi que leur place constante au milieu du croissant nucléaire, ne paraissent pas résulter de conditions fortuites. Ce détail de structure n'est pas particulier aux Mousses, puisque Gavau-

DAN (1930) a également signalé des « lacunes chromophobes » dans le noyau de l'anthérozoïde de *Marchantia*. Nous ne pouvons émettre que des hypothèses sur leur origine. Il est possible, entre autres, qu'elles proviennent d'une disjonction de la chromatine provoquée par l'extrusion de corpuscules hors du noyau. Le résidu du nucléole partiellement lysé peut être rejeté dans le cytoplasme; un chromocentre volumineux, incomplètement dissocié, peut être également expulsé et laisser un vide à l'emplacement qu'il occupait. L'absence de faits précis nous empêche d'émettre une opinion ferme sur leur origine. Elles paraissent avoir totalement disparu du noyau lorsque les deux cordons chromatiniens ont terminé leur enlacement.

Interprétation et discussion de ces résultats

Nous essaierons d'interpréter, à la suite de ces descriptions, les différentes structures observées dans le noyau durant l'évolution de la spermatide en anthérozoïde. Il paraît intéressant, notamment, de rapprocher nos résultats de ceux acquis par de nombreux auteurs sur la structure du noyau et des chromosomes. On sait, par exemple, l'importance prise par la théorie chromonématique lorsqu'il s'agit d'expliquer l'organisation de la chromatine dans le noyau intermitotique, ou durant les phases de la mitose; malgré certaines divergences d'opinions qui règnent entre les cytologistes, un certain nombre de notions se rapportant au *chromonema* sont devenues assez classiques pour être exposées longuement dans les traités de cytologie actuels. Or, il se trouve que certaines structures, mises en évidence pendant l'évolution du noyau au cours de la spermatogénèse des trois espèces de Muscinées, confirment la présence de filaments chromonématiques analogues à ceux qui furent décrits dans le noyau de diverses Phanérogames. Ces structures ont été également observées sur d'autres matériaux. YUASA (1939) a signalé, en effet, l'existence de filaments chromonématiques dans le noyau de l'anthérozoïde d'*Isoetes japonica*. Plus récemment, M^lle^ DELAY a mis en évidence, après action des vapeurs ammoniacales, « un complexe filamenteux (chromonémas) » dans le noyau apparemment homogène de l'anthérozoïde de *Chara vulgaris*.

Sinoir (1950) a également observé l'apparition d'une structure filamenteuse dans le noyau en forme de croissant de la spermatide de *Marchantia polymorpha*. Les noyaux des anthérozoïdes végétaux constituent donc un matériel très favorable à l'étude de la structure chromonématique.

En outre, la description que nous avons donnée des phénomènes qui se succèdent dans le noyau étiré, n'est pas sans évoquer les transformations subies par le noyau d'une cellule végétative pendant le déroulement de la prophase. Sans vouloir tirer des conclusions prématurées de tels rapprochements, nous rechercherons cependant, en fonction des données actuelles, les analogies que présentent les deux phénomènes.

Après l'apparition des cinétosomes dans la spermatide, le noyau présente une augmentation de volume analogue au gonflement prophasique que l'on constate après une interphase. La granulisation des plus volumineux chromocentres et l'homogénéisation de taille de tous les éléments chromatiniens sont également des caractères qui se manifestent à ce moment chez des noyaux granulo-réticulés à gros chomocentres. De plus, la formation des filaments chromatiniens du noyau allongé à partir du réseau, correspond à l'apparition des *chromonémas* des auteurs au moment de la prophase. Ces *chromonémas* se présentent dans le noyau en croissant, avec leur maximum d'allongement tout comme au début d'une prophase normale. Mais, alors que dans la mitose ils s'individualisent et se condensent pour édifier les chromosomes, il n'en est pas de même dans le noyau du gamète mâle : la formation des chromosomes est inhibée durant les transformations du noyau de l'anthérozoïde. Chalaud (1930) avait déjà remarqué cette particularité durant la spermatogénèse des Hépatiques. Considérant la forme allongée du noyau, il supposa que les chromosomes sont placés bout à bout dans l'anthérozoïde, et qu'ils y constituent un spirème continu.

L'assimilation des filaments chromatiques du noyau étiré aux *chromonémas* des auteurs nous paraît encore mieux fondée si on examine les stades suivants. La fissuration longitudinale de tout le noyau en deux cordons nucléaires suggère une analogie avec le clivage de chaque chromosome en deux chromatides; on sait que ce clivage est bien apparent à la métaphase et précède l'écartement des chromatides au cours

de l'anaphase. L'agencement des *chromonémas* en deux groupes se déroule donc comme dans une prophase normale. Nous ne pouvons cependant apporter aucune précision sur la division longitudinale des *chromonémas*. Elle doit précéder la constitution des deux cordons nucléaires et a peut-être lieu durant l'étirement du noyau en croissant. Le rapprochement que nous faisons entre demi-noyau et chromatide peut, d'autre part, être poussé plus loin. En effet, chaque cordon nucléaire présente fréquemment, en coupe transversale, deux ensembles de filaments chromonématiqus; ceci est à rapprocher des descriptions de divers auteurs qui pensent actuellement que chaque chromatide est double.

Si l'interprétation de ces structures ne paraît pas rencontrer jusqu'ici de difficulté, il n'en est plus de même lorsque chaque demi-noyau devient plus chromatique et que son calibre se resserre. Nous avons signalé, à ce moment, l'apparition, le long des cordons nucléaires, d'une série de renflements moniliformes (pl. XV, fig. 25). Ces renflements font évidemment penser à une spiralisation le long des *chromonémas*. Or, cette hypothèse ne peut être acceptée sans réserve.

Il n'apparaît pas, en effet, à la suite de ce phénomène, un raccourcissement de chaque cordon nucléaire. Il faut alors admettre que les *chromonémas* que nous avons décrits possèdent, malgré leur élongation, un « enroulement résiduel ». Leur débobination complète permettrait une nouvelle spiralisation beaucoup plus lâche; les boucles de la « super-spirale » décrite par certains auteurs correspondraient aux nodosités visibles le long de chaque cordon nucléaire.

Il est certain, d'autre part, que les phénomènes de spiralisation ou de déroulement des *chromonémas* n'expliquent pas seuls les transformations des cordons nucléaires. Après la spiralisation possible que nous venons d'évoquer, nous avons noté un rétrécissement de chaque cordon accompagné d'une accentuation de sa chromaticité. Il paraît vraisemblable qu'un enrichissement de chaque élément en chromatine s'ajoute à ces enroulements. Ce fait est à rapprocher des observations de M^lle^ Delay qui a noté une plus grande abondance de chromatine pendant la spermiogénèse de *Chara*. Si les *chromonémas* spiralés se trouvent disposés à l'intérieur d'une matrice, comme l'admet l'hypothèse chromonématique, il faut

alors supposer qu'une synthèse de chromatine Feulgen-positive s'opère à l'intérieur de la substance fondamentale et enveloppe les filaments enroulés à la manière d'une écorce.

Une autre analogie de comportement entre chromosomes prophasiques et cordons nucléaires mérite d'être soulignée. Nous avons fait remarquer que chaque cordon nucléaire s'enroule, en fin d'évolution, autour de son symétrique suivant une ligne spirale; l'accolement des deux éléments devient par la suite si parfait que le noyau de l'anthérozoïde, à maturité, est constitué d'un seul filament de chromatine. Or, cet enroulement réciproque des deux demi-noyaux est tout à fait analogue à celui des chromatides en début de métaphase et qui est désigné sous le nom « d'enroulement relationnel ». Il s'effectue dans les deux cas au même moment. De plus, le mode d'enroulement est superposable : dans le cas présent, les deux cordons nucléaires suivent deux lignes spirales lâches, tout comme l'enroulement relationnel décrit par Darlington (1936) le long des chromatides des Liliacées. Quant à l'étroit accolement des cordons nucléaires à la maturité du gamète, il est analogue à celui que l'on constate souvent en fin de prophase et qui rend les deux chromatides indistinctes.

Les rapprochements qui nous ont été suggérés entre les phénomènes étudiés pendant la spermatogénèse et ceux qui se déroulent au début d'une mitose, ne peuvent plus maintenant être poursuivis. En effet, les chromatides enroulées des chromosomes métaphasiques se séparent et, finalement, s'écartent en anaphase. Il n'en est pas de même des cordons nucléaires de l'anthérozoïde au moment de sa sortie de l'anthéridie; nous avons vu que, malgré la dualité de sa structure, le noyau du gamète mâle ne laisse voir qu'un seul filament de chromatine. Que faut-il penser de cette structure finale ? Est-elle fondamentalement différente de celle des chromosomes métaphasiques ? A notre avis, seule une étude des transformations nucléaires du gamète mâle pendant la fécondation permettra de répondre à ces questions.

Nous émettrons, enfin, une hypothèse sur l'arrêt des transformations nucléaires dans la période qui suit l'enroulement réciproque des cordons du noyau. Au cours de l'anaphase d'une mitose normale, les chromatides s'éloignent les unes des autres après bipartition des centromères. Le rôle cinétique

que l'on attribue à ces corpuscules est très important et on suppose que, dans les stathmocinèses, l'impossibilité de leur division empêche l'écartement des chromatides. Il se peut que la présence des cinétosomes à la partie antérieure du noyau inhibe tout d'abord la séparation des *chromonémas* et retarde l'édification des chromosomes; d'autre part, il est possible que les cinétosomes aient un rôle antagoniste de celui des centromères et empêchent leur bipartition. On comprend que, dans ces conditions, les cordons nucléaires homologues des chromatides ne puissent s'écarter. L'observation du noyau dépourvu de cinétide, en particulier au cours de la fécondation, permettra peut-être de vérifier le bien-fondé de cette hypothèse.

C. — Le plaste postérieur

L'évolution du second plaste de la spermatide a été suivie *in vivo*, après action de l'iode ainsi qu'après fixation et coloration. Ce plaste reste à l'intérieur du cytoplasme durant toutes les transformations de la spermatide en anthérozoïde. Son évolution est simple : elle est analogue à celle qui se déroule au sein d'un plaste de cellule végétative qui n'est plus appelée à se diviser; nous la comparerions volontiers à l'évolution d'un plaste de cellule du tapis, au voisinage de la zone sporogène. Parmi les auteurs qui nous ont précédé, Sapehin paraît être le seul qui ait donné une interprétation exacte de l'origine et de la nature de cet élément chez les Mousses.

Dans les trois espèces étudiées, le second plaste est toujours situé du côté interne du croissant nucléaire. Lorsque celui-ci s'allonge, il est progressivement refoulé à l'extrémité distale du noyau étiré (*cf.* en particulier les pl. XVI et XIX). Il est enveloppé d'une couche de cytoplasme avec laquelle il constitue la « vésicule cytoplasmique ». Chez *Catharinea* (pl. XV et XVI), la taille de ce plaste reste sensiblement constante pendant les modifications morphologiques du noyau, mais sa structure granulaire ainsi que sa teinte chlorophyllienne s'atténuent progressivement. Lorsque l'étirement du noyau est terminé, des granulations apparaissent à nouveau sur le *stroma* incolore de ce plaste (pl. XVI). Ce sont des grains

d'amidon punctiformes, colorables en noir par l'iode; le *stroma* se colore en jaune foncé.

L'observation vitale du plaste distal peut être pratiquée avant maturité complète de l'anthérozoïde, à condition d'utiliser un milieu de montage suffisamment concentré. Sans cela, on provoque une vésiculisation du plaste; la membrane plastidaire se distend et le *stroma* se contracte en calotte. Les grains d'amidon sont alors libérés à l'intérieur de la vésicule aqueuse néo-formée et s'animent de mouvement brownien. Cette altération fit croire à certains auteurs que les granulations amylacées s'accumulent à l'intérieur d'une vacuole spéciale. Pendant la maturation de l'anthérozoïde, la quantité d'amidon augmente; les granulations deviennent plus importantes. Elles confluent et, finalement, une volumineuse inclusion occupe la totalité du volume du plaste distal. L'observation de préparations fixées et colorées conduit aux mêmes résultats. Le plaste distal présente un pourtour nettement sidérophile et une région centrale moins chromophile. Ses bords sont plus ou moins irréguliers; il faut attribuer vraisemblablement à la fixation les structures qui peuvent être ainsi observées.

Le plaste distal de *Funaria* (pl. XVII, fig. 29 à 37) accumule de l'amidon dès le début de l'allongement du noyau. Deux granulations (parfois trois ou quatre) sont colorables en noir par l'iode; elles grossissent rapidement et constituent une inclusion oblongue accolée en un point quelconque du trajet du noyau. Il n'est plus possible, en fin d'évolution, de distinguer le *stroma* plastidaire de la substance amylacée.

L'évolution du plaste distal de *Sphagnum* est analogue. La forme particulière des grains d'amidon permet cependant de distinguer les anthérozoïdes des Sphaignes de ceux des Mousses. Deux granules d'amidon apparaissent généralement au sein du *stroma* sidérophile (pl. XIX, fig. 1 et 8). Ils sont d'abord sphériques, puis s'allongent tous deux et acquièrent la forme de cônes au sommet émoussé. Ils s'accolent par leur base et s'incurvent légèrement en se modelant sur une spire du noyau (pl. XIX, fig. 16 à 18). C'est sous cette forme qu'on les observe à l'extrémité postérieure des anthérozoïdes mûrs.

Dans certains cas, les grains d'amidon s'accumulent en nombre variable dans le plaste distal (fig. 9 et 10). Leur dispo-

sition (fig. 9) peut être identique à celle de l'amidon des cellules végétatives de *Sphagnum*. D'autres fois (fig. 10), il paraît y avoir deux formations distinctes issues vraisemblablement d'une modification de structure du plaste amylifère.

L'étude comparée des deux plastes de la spermatide montre donc une évolution très différente de chacun d'eux. Il apparaît que cette évolution est conditionnée par la place qu'ils occupent dans la spermatide par rapport aux cinétosomes. Le plaste apical, du fait de sa position, paraît rejeté hors du métabolisme cellulaire; en raison des modifications de sa structure, il semble atteint de dégénérescence et ne récupère jamais ses propriétés spécifiques. Le second plaste conserve, au contraire, sa structure et sa fonction amylogène. Il est probable que l'amidon accumulé ne provient pas de l'assimilation chlorophyllienne effectuée à son niveau; il y a vraisemblablement polymérisation de glucides synthétisés ailleurs. L'arrêt de l'amylogénèse coïncide à peu près avec la maturité complète de l'anthérozoïde. Son achèvement est peut-être à l'origine de la déhiscence de l'anthéridie. On peut, en effet, supposer que l'accumulation de glucides provoque une hypertonicité à l'intérieur de la gelée anhiste qui baigne les anthérozoïdes; l'entrée de l'eau qui revêt extérieurement l'anthéridie dans le milieu naturel serait alors suffisante pour provoquer l'écartement des cellules apicales de l'anthéridie.

IV. — LE VACUOME

L'étude du vacuome des cellules de l'anthéridie a été poursuivie grâce aux colorations vitales par le rouge neutre. Nous avons déjà fait allusion aux difficultés rencontrées dans cette étude lorsque nous avons suivi l'évolution du plastidome dans les cellules spermatogènes. S'il est possible, en effet, de colorer vitalement les vacuoles des premières cellules de l'anthéridie, il n'en est plus de même lorsque le massif interne est devenu très important, la couche cellulaire enveloppante empêchant l'observation des cellules profondes.

On ne peut, d'autre part, pratiquer des coupes à l'intérieur de ces organes fragiles, comme nous l'avons fait pour les capsules des sporogones. Mais, par contre, pour les mêmes

raisons que nous avons indiquées plus haut, il redevient possible d'étudier *in vivo* les cellules spermatogènes de dernière génération. A ce moment, les spermatides deviennent sphériques et s'individualisent à l'intérieur de l'anthéridie, grâce à la gélification de leurs membranes propres. Nous les avons observées dans un milieu additionné de rouge neutre, en ayant soin de faire varier, suivant les stades observés, la tonicité de la solution. L'examen d'un grand nombre de spermatides indique que la concentration du milieu de montage doit diminuer depuis le moment où les spermatides sont individualisées, jusqu'à maturation complète des anthérozoïdes. La taille constante des spermatides, l'absence de vésiculisation des plastes, la réfringence du noyau sont les meilleurs indices d'une observation vitale pratiquée dans de bonnes conditions.

L'évolution du vacuome des cellules de l'anthéridie est très analogue, dans les trois espèces étudiées, à celle décrite dans les cellules sporogènes. On constate tout d'abord une analogie de constitution entre le vacuome des cellules d'une jeune anthéridie et celui des premières cellules sporogènes. Dans un cas comme dans l'autre, la taille des vacuoles diminue à mesure que les cellules se multiplient et l'affinité pour le colorant vital augmente corrélativement. Il apparaît donc, au cours de la différenciation des cellules spermatogènes, une régression du volume vacuolaire entraînant une concentration des colloïdes qui s'y trouvent en solution.

Le vacuome des spermatides de *Catharinea* (pl. XVI, fig. 11 à 18) rappelle celui qui fut décrit dans les cellules sporogènes adultes. Après la dernière mitose, la coloration au rouge neutre fait apparaître dans le cytoplasme un ensemble de canalicules souvent associés en réseau, qui prennent électivement le colorant vital. La coloration vitale rouge-brique indique un *p*H alcalin à l'intérieur du suc vacuolaire. Si l'observation se prolonge, les travées du réseau se résolvent peu à peu en granulations punctiformes. La réduction de volume des vacuoles, constatée dans des anthéridies jeunes, se poursuit donc pendant la multiplication des cellules spermatogènes. L'existence d'un vacuome réticulé dont le contenu est semi-fluide et se colore intensément par le rouge neutre, résulte d'une déshydratation analogue à celle qui fut constatée dans

le vacuome des cellules sporogènes. L'observation de spermatides dans un milieu insuffisamment concentré confirme cette manière de voir : l'appareil vacuolaire gonfle par dilution du contenu, et les inclusions fusionnent réciproquement. Ces caractères sont identiques à ceux du vacuome appartenant à des tissus végétaux très déshydratés. La disposition des réseaux ou des granules vacuolaires est analogue à celle décrite dans diverses cellules méristématiques de Phanérogames (radicule d'Orge, plantule de Pin maritime), chez des graines (grains d'aleurone) ou dans diverses spores.

L'examen vital des spermatides plus âgées montre que l'appareil vacuolaire ne conserve pas sa structure réticulée jusqu'à maturité totale de l'anthérozoïde.

Lorsque le noyau s'étire et prend la forme de croissant, les canalicules se dissocient en granulations punctiformes isolées. Ces inclusions sont localisées dans la couche cytoplasmique engainant le noyau. Il est vraisemblable que la fragmentation du réseau vacuolaire est due en partie à l'étirement général de la cellule. Le diamètre des granulations régresse au cours de la maturation de l'anthérozoïde, par suite de la déshydratation plus poussée du suc vacuolaire.

Avant déhiscence de l'anthéridie, la coloration vitale d'anthérozoïdes non mûrs permet de mettre en évidence un fait nouveau : les granulations vacuolaires quittent le cytoplasme périnucléaire et s'accumulent autour du plaste distal amylifère. Elles fusionnent progressivement en une vacuole plus importante qui accompagne le plaste dans la vésicule cytoplasmique. Le détachement de cette vésicule et de son contenu du corps nucléaire spiralé prive l'anthérozoïde de plaste véritable et, en même temps, de vacuome avant la fécondation. Nous n'avons pu, en effet, malgré les différentes techniques utilisées jusqu'ici, déceler de vacuome le long du noyau du gamète mâle de *Catharinea*. Il est possible, cependant, que de micro-granulations de substance vacuolaire restent incluses dans la pellicule cytoplasmique extrêmement mince qui engaine le noyau spiralé; la trop grande réfringence du gamète empêche d'être affirmatif sur ce point.

Une évolution rigoureusement analogue a été suivie sur les spermatides de *Sphagnum* (pl. XIX, fig. 11, 23 et 24). La déshydratation du contenu vacuolaire au cours de la maturation

entraîne la formation de canalicules, puis de granulations au contenu condensé. Avant déhiscence de l'anthéridie, les inclusions vacuolaires fusionnent en un globule qui adsorbe électivement le rouge neutre. Il se localise au voisinage du plaste distal et des deux grains d'amidon. Le vacuome subsiste donc dans l'anthérozoïde mûr au niveau de la vésicule cytoplasmique; lorsque celle-ci se détache avant la fécondation, l'anthérozoïde est dépourvu apparamment de substance vacuolaire.

CHAPITRE III

L'ANTHÉROZOÏDE MUR

Il nous reste maintenant à élucider la constitution du gamète mâle au moment de la déhiscence de l'anthéridie. La description en sera brève, car nous avons suivi dans les pages précédentes l'évolution des différents constituants de la spermatide; dans la mesure où le permet l'observation, nous préciserons leurs rapports dans le gamète mûr. Peu de travaux ont été consacrés jusqu'ici à ce sujet; les plus anciens sont ceux de Roze (1865-1867) et de Guignard (1889-1898) qui ont fait connaître la morphologie externe des anthérozoïdes des Mousses. Plus récemment, Mühldorf (1930) a donné une description de la structure intime du gamète mâle de divers *Sphagnum*. Dans l'ensemble, nos observations coïncident avec celles de cet auteur; néanmoins, l'usage de techniques appropriées nous a permis de compléter sur quelques points l'étude de Mühldorf.

L'anthérozoïde présente chez les différentes espèces de Mousses une remarquable unité de constitution. C'est une cellule allongée, de 30 à 35 μ de long, et de moins de 1 μ d'épaisseur, décrivant sur elle-même, au moment de la déhiscence de l'anthéridie, un tour et demi à deux tours de spire. Elle est adaptée à la fécondation dans l'eau; elle nage en décrivant un trajet hélicoïdal et peut ainsi accéder au col d'un archégone. Elle est entraînée par les mouvements de deux longs flagelles insérés à son extrémité antérieure. A l'opposé, elle porte la « vésicule cytoplasmique » qui se détache du gamète plus ou moins tôt avant la fécondation.

Le corps de l'anthérozoïde présente un calibre sensiblement régulier sur toute sa longueur (1/2 à 3/4 de micron). Nous ne pouvons préciser s'il conserve jusqu'à maturité la forme cylindrique qu'il présentait dans la spermatide ou s'il s'aplatit légèrement en ruban (l'observation de frottis préalablement desséchés empêche d'être affirmatif sur ce point). Les descriptions antérieures ont montré que le noyau en occupe la plus grande partie. La gaine de cytoplasme qui l'entoure s'amincissant progressivement au cours de la maturation, elle devient invisible (au microscope ordinaire) sur le gamète.

Le corps de l'anthérozoïde se termine, à l'avant, par une sorte de bec effilé à son extrémité apicale et légèrement plus élargi à l'opposé (*Catharinea*, pl. XVI, fig. 6 à 8; *Sphagnum*, pl. XIX, fig. 17, 24 et 25). Cette région est occupée par le corps apical dont nous avons suivi l'accolement au noyau, sur le côté convexe de la spire. Une légère flexion de l'anthérozoïde marque souvent la limite distale du corps apical. L'extrémité du noyau est elle-même effilée et se prolonge au contact du corps apical. Il ne semble pas, cependant, que le noyau atteigne la partie antérieure de ce dernier. Dans certains gamètes, Mühldorf a mis en évidence une sorte de bouton terminal duquel émergerait l'un des flagelles. Nous avons nous-même fait une observation analogue chez *Funaria* (pl. XVII, fig. 26) et chez *Sphagnum* (pl. XIX). Ce renflement représente l'extrémité du corps apical qui, à notre avis, n'a pas encore achevé son évolution morphologique complète (on se souvient qu'avant de devenir filiforme, le corps apical est en forme de massue dont l'extrémité est plus ou moins tronquée). Il n'est plus visible sur l'anthérozoïde parfaitement mûr.

Les deux flagelles se détachent de l'anthérozoïde à des niveaux différents. Le flagelle le plus antérieur émerge au voisinage de l'extrémité et sur le côté concave du noyau. Le second quitte le corps du gamète, généralement à l'extrémité distale du corps apical; contrairement au premier, sa racine est située sur le côté convexe du noyau. Quelques variations individuelles peuvent être constatées; les niveaux d'émergence des deux flagelles peuvent notamment être plus ou moins rapprochés de l'extrémité apicale de l'anthérozoïde (*Catharinea*, pl. XVI, fig. 19), sans cependant être confondus.

Les points au niveau desquels les flagelles se détachent de l'anthérozoïde n'indiquent pas obligatoirement leurs lieux d'insertion sur le gamète. Dans certains cas, principalement chez *Sphagnum*, il semble que le flagelle postérieur se prolonge le long du corps apical (pl. XIX). Sa racine serait alors plus rapprochée de l'extrémité apicale que ne le laisserait croire son point d'émergence. Il n'est pas possible, dans l'état actuel de nos recherches sur *Sphagnum*, d'assigner une place exacte aux points de fixation des flagelles sur le corps de l'anthérozoïde. Chez *Catharinea*, nous avons parfois mis en évidence deux granules sidérophiles (pl. XV, fig. 37 à 39) distincts du corps apical et situés soit au même niveau, soit à deux niveaux différents. De l'un d'entre eux nous avons souvent noté le départ d'un flagelle. Il est vraisemblable qu'il s'agit là des cinétosomes. Ils doivent, en effet, persister à l'extrémité du noyau étiré, mais le corps apical empêche très souvent de les distinguer.

L'extrémité distale de l'anthérozoïde est également effilée; une vésicule cytoplasmique est appendue dans cette région, chez *Catharinea* et chez *Sphagnum*. Elle est en forme de globule sphérique ou ovoïde et se trouve toujours insérée vers l'intérieur du dernier tour de spire. Dans d'autres espèces *(Funaria, Pogonatum)*, elle se situe dans le tiers inférieur du gamète et s'allonge sur sa face concave. En dehors du cytoplasme et d'un grain vacuolaire condensé, l'amidon occupe la majeure partie du volume de cette vésicule; à maturité complète, on ne peut d'ailleurs pas distinguer la substance plastidaire qui lui est accolée. L'anthérozoïde des diverses espèces de Bryales étudiées possède en général une seule inclusion d'amidon sphérique ou lenticulaire; la forme caractéristique des grains d'amidon des Sphaignes (« amidon diadelphe », Mühldorf [1930]) permet de reconnaître sûrement les gamètes de ces espèces.

La vésicule cytoplasmique postérieure est entraînée dans les déplacements de l'anthérozoïde. Ikeno estime que, chez les Muscinées, elle se conserve longtemps dans cette position et qu'elle joue un rôle de réserve nutritive, utile au gamète pendant sa vie autonome; elle se détache au moment de la pénétration de l'anthérozoïde dans le col d'un archégone. D'autres auteurs estiment qu'elle se décolle beaucoup plus

tôt, quelques instants après la déhiscence de l'anthéridie. Nous pensons que les deux possibilités peuvent être réalisées; dans les deux cas, nous avons pu constater que les anthérozoïdes conservent longtemps leur motilité propre. Il est possible, d'ailleurs, que le montage en préparation microscopique favorise la séparation prématurée de la vésicule cytoplasmique du corps filiforme du gamète.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Les recherches dont nous avons exposé les résultats nous ont permis d'établir un certain nombre de données que nous allons maintenant résumer brièvement.

A. — Indépendance des plastes et des mitochondries chez les Mousses

En ce qui concerne l'évolution des éléments du plastidome et du chondriome, nous n'avons jamais rencontré, chez les Mousses, les difficultés d'interprétation présentées par les cellules méristématiques des végétaux supérieurs. On sait, en effet, que, dans celles-ci, les plastes sont de petite taille et possèdent des caractères voisins de ceux des chondriosomes; la distinction entre les deux catégories d'éléments, apparemment identiques, peut se révéler impossible. Aussi, le problème de l'origine des plastes et des mitochondries dans les tissus différenciés des Plantes vasculaires a-t-il suscité des hypothèses souvent contradictoires.

Chez les Mousses, au contraire, les plastes et les mitochondries peuvent être distingués séparément dans toutes les cellules du gamétophyte et du sporophyte. A la suite d'autres auteurs, nous avons, dans nos travaux antérieurs, montré que ces éléments évoluent d'une façon distincte dans les cellules apicales des tiges ainsi que dans les tissus méristématiques voisins. Les deux lignées d'organites restent également indépendantes dans les cellules sporogènes et spermatogènes; il n'y a jamais différenciation d'éléments mitochondriaux en plastes ou, inversement, régression de plastes à l'état mitochondrial. L'hypothèse de l'individualité du plastidome et du

chondriome, soutenue par P. A. Dangeard, trouve donc ici une remarquable confirmation.

B. - Structure des plastes des cellules végétatives

La constitution du plastidome présente une remarquable homogénéité dans toutes les cellules végétatives des Mousses. Ses éléments sont toujours chlorophylliens et présentent une morphologie ovoïde-lenticulaire. En raison d'une assez grande malléabilité, ils sont susceptibles de se déformer; dans certains cas, ils s'amincissent en forme de disque aplati; ailleurs, ils peuvent être étirés suivant les trabécules cytoplasmiques et même devenir filiformes.

Structure granulaire. — La plupart des plastes des cellules végétatives présentent *in vivo* une structure granulaire. Les *grana* sont chlorophylliens et leur abondance donne au plaste sa pigmentation. Leur taille, variable suivant les organes et leur état physiologique, est constante chez un plaste donné. Ils sont situés non seulement en surface, mais également à l'intérieur du *stroma* plastidaire. Ils apparaissent sensiblement sphériques ou allongés en navette. Le plus souvent, les *grana* situés à la surface du plaste sont répartis d'une façon régulière; dans certains cas, ils sont disposés suivant des alignements spiralés, sensiblement parallèles les uns aux autres.

Structure fibrillaire. — L'examen de plastes vivants permet de soupçonner l'existence d'éléments filamenteux porteurs des *grana* chlorophylliens. L'observation de plastes qui ont subi certaines altérations, ainsi que ceux qui ont été fixés et colorés, a confirmé cette manière de voir. Nous avons mis en évidence, dans les plastes des cellules végétatives, un ensemble de fibrilles élémentaires, sensiblement parallèles et décrivant des trajets hélicoïdaux; ces éléments fibrillaires sont associés en écheveau et sont généralement allongés suivant le plus grand axe du plaste. La bipartition d'un plaste est précédée de l'étirement et de la torsion, en leur milieu, des fibrilles élémentaires; leur rupture à mi-longueur précède immédiatement l'écartement des deux moitiés du plaste.

Plastes amylifères. — Dans les plastes encore peu amylifères, les fibrilles élémentaires portent, le long de leur trajet,

de petites nodosités alignées comme les grains d'un chapelet. Ces granulations, qui sont légèrement contractées par la fixation, correspondent aux *grana* observés *in vivo*. Leur présence semble liée à un certain état de contraction des fibrilles élémentaires du plaste. Lorsque celui-ci est légèrement distendu par une accumulation importante d'amidon, les fibrilles étirées ne portent plus de renflements. Elles s'accolent et constituent les minces cloisonnements qui séparent les inclusions amylacées à l'intérieur du *stroma*.

Altérations pathogènes. — Nous avons obtenu, grâce à l'emploi d'eau distillée ou d'eau faiblement acétifiée, la vésiculisation des plastes chez diverses espèces; nous avons pu, par ces méthodes, mettre en évidence une membrane fine et incolore, normalement invisible à la surface du plaste, mais qui se décolle et s'étire sous l'influence de cette action pathogène.

C. — Les plastes des cellules sporogènes et spermatogènes

Répartition. — Les plastes des cellules sporogènes et spermatogènes se différencient, dans la capsule et dans l'anthéridie, à partir d'éléments identiques à ceux des cellules végétatives. Dans les cellules initiales, les divisions nucléaires sont accompagnées d'une répartition quasi équationnelle des chloroplastes entre les cellules-filles. Il n'y a pas, au cours des interphases, rétablissement du nombre primitif des plastes des cellules-mères. Après quelques divisions, il n'en subsiste plus qu'un seul par cellule; les bipartitions ultérieures de cet élément s'accomplissent synchroniquement avec chaque mitose. L'unique plaste de chaque cellule-mère de tétraspores se divise en quatre éléments avant la méiose. Chacun d'eux est transmis à une spore et se trouve à l'origine du plastidome d'un nouveau gamétophyte. Dans chaque spermatide une ultime bipartition donne naissance à deux plastes dont la destinée est fonction de leur situation par rapport aux cinétosomes.

Structure. — Ces modifications dans la répartition des plastes dans les cellules sporogènes et spermatogènes sont accompagnées d'importantes transformations structurales. Au

cours des multiplications cellulaires, ces plastes présentent progressivement un aspect foliacé par étalement et amincissement de leur *stroma*. Ils conservent une faible pigmentation chlorophyllienne et subissent de multiples déformations au sein du cytoplasme. La constitution fibrillaire, révélée par la fixation au niveau de certains d'entre eux, montre que les fibrilles élémentaires qui les constituent s'étalent côte à côte pour constituer un *stroma* aminci. L'absence de *grana* le long de ces fibrilles résulte de l'allongement maximum de celles-ci et de la régularisation du calibre de chacune.

Plastes et amidon. — Les plastes foliacés des cellules spermatogènes ne possèdent jamais d'amidon; ceux des cellules sporogènes en sont généralement dépourvus, excepté cependant chez les espèces appartenant aux genres *Mnium* et *Sphagnum*.

D. — Le chondriome des cellules sporogènes

Le chondriome persiste, indépendant de toute autre formation, durant la multiplication des cellules sporogènes. Ses éléments ont une morphologie assez variable suivant les espèces. Ce sont, soit des chondriocontes très allongés, soit des bâtonnets plus courts ou, au contraire, des granulations punctiformes; ils portent dans certains cas des vésicules incolores. Chez une même espèce, l'état de division du chondriome est variable et lié sans doute au métabolisme de la cellule.

Le chondriome des cellules-mères de tétraspores. — Dans la plupart des espèces, le chondriome subit une granulisation dans les cellules-mères de tétraspores. La fragmentation du chondriome en granules de petite taille est accompagnée d'une modification importante de la constitution chimique de ses éléments. On constate, en effet, que des lipides sont mis en évidence au niveau des chondriosomes qui présentent alors la propriété de réduire l'acide osmique. Les granulations lipidiques, ainsi apparues, confluent en enclaves sphériques de plus grande importance qui sont à l'origine des inclusions osmiophiles des tétraspores.

E. — Les formations lipidiques dans les cellules sporogènes des « Mnium » et « Sphagnum »

Contrairement à la plupart des espèces, les *Mnium* et *Sphagnum* possèdent des cellules sporogènes normalement pourvues de formations lipidiques à tous les stades de développement. Si l'on remarque que, chez ces mêmes espèces, l'amidon est synthétisé au niveau des plastes foliacés, on constate que leur métabolisme est très différent de celui de la plupart des autres Muscinées.

F. — Le vacuome des cellules sporogènes et spermatogènes

L'étude du vacuome des cellules sporogènes et spermatogènes conduit à des résultats comparables. Dès l'individualisation des premières cellules de l'assise sporogène ou du massif interne de l'anthéridie, on assiste à une réduction de taille des vacuoles et à une déshydratation de leur contenu. Ces éléments subissent une évolution assez semblable à celle qui a été décrite dans les tissus de divers organes de conservation (spores ou graines) en voie de maturation.

Le vacuome des cellules sporogènes adultes se présente sous forme de canalicules allongés, quelquefois anastomosés en réseau, dont le contenu est semi-fluide. Au cours d'observations pratiquées *in vivo,* nous avons assisté à la fragmentation des éléments les plus allongés ou, au contraire, à la confluence des vacuoles de plus petite taille.

Des éléments vacuolaires très déshydratés sont transmis, après la méiose, à chaque tétraspore. Les spermatides sont également pourvues d'un vacuome qui possède des propriétés analogues. Il se fragmente en globules de taille réduite synchroniquement avec les modifications morphologiques du noyau. Avant maturité totale du gamète mâle, ces granulations vacuolaires s'accumulent dans la vésicule cytoplasmique attachée au corps de l'anthérozoïde et fusionnent en une seule inclusion.

G. — Les cellules du tapis

Les constituants du cytoplasme ont été également étudiés dans les tissus stériles de la capsule. Les cellules du tapis se distinguent par l'épaisseur plus importante de la couche cyto-

plasmique située au voisinage de la zone sporogène. Les chloroplastes sont de petite taille et généralement riches en amidon. L'état de division du chondriome paraît en liaison avec l'activité trophique jouée par ces cellules au cours de la sporogénèse.

H. — Les cellules de la columelle

Chez la plupart des espèces de Bryales étudiées, les cellules de la columelle possèdent des plastes volumineux, à structure alvéolaire; leur *stroma* est constitué de minces lamelles qui enveloppent de volumineuses inclusions amylacées. Les cellules de ce tissu sont, en outre, remarquables par l'existence, dans leur cytoplasme, de filaments mitochondriaux très allongés et parfois ramifiés. L'origine de ces éléments pose un problème qui n'est pas encore résolu; les alignements de mitochondries dans le cytoplasme permettent de supposer que, dans certains cas, ces filaments résultent du rapprochement et de la soudure bout à bout d'éléments de courte taille, mais il est possible qu'un apport de substance mitochondriale contribue à l'accroissement de ces filaments.

I. — Les cristalloïdes protéiques de « Catharinea undulata »

Nous avons rencontré, dans les cellules épidermiques de la capsule de *Catharinea undulata,* des éléments allongés et fusiformes que nous avons désignés, en raison de leur constitution et de leur structure, sous le nom de « cristalloïdes protéiques ». Ces éléments rappellent ceux qui furent décrits dans les tubes criblés de certaines Phanérogames. Ils sont indépendants des plastes et des mitochondries et ne se colorent pas *in vivo* par les colorants habituels du vacuome. Ils se constituent au sein des trabécules cytoplasmiques dont le diamètre s'accroît pendant le développement des capsules. Les cristalloïdes protéiques de *Catharinea* doivent être comparés, par leur localisation, aux formations phospho-lipidiques des feuilles de *Mnium undulatum.*

J. — Les cellules de la columelle de « Sphagnum »

Le contenu cytoplasmique des cellules parenchymateuses de la capsule de *Sphagnum cymbifolium* dégénère rapidement; pendant la multiplication des cellules sporogènes, les plastes et les mitochondries subissent une régression de taille et disparaissent totalement. Nous avons suivi, dans les grandes vacuoles de ces cellules, la formation de cristaux d'oxalate de calcium. Dans les capsules jeunes, on constate la présence d'un sable cristallin de même nature chimique; des cristaux en tablettes hexagonales et en octaèdres réguliers se constituent en cours de maturation. L'apparition de ces cristallisations est retardée par le développement de *Tilletia Sphagni* qui parasite fréquemment les capsules de *Sphagnum*. L'acide oxalique libre a été mis en évidence dans le contenu vacuolaire des cellules des pseudopodes en cours de croissance; la précipitation d'oxalate de calcium sous forme de cristaux identiques à ceux de la capsule a lieu dès que l'allongement de ces organes est terminé.

K. — Evolution des cellules spermatogènes

Les transformations que subissent le plastidome et le vacuome dans les cellules sporogènes et spermatogènes nous ont conduit à souligner la similitude de constitution des tissus reproducteurs du sporophyte et du gamétophyte. L'évolution des dernières générations cellulaires de la zone sporogène et de l'anthéridie est cependant distincte. Dans les unes, la méiose intervient et précède la constitution des tétraspores; dans les autres, les cinétosomes apparaissent et sont à l'origine des modifications morphologiques de la spermatide.

L. — Origine et développement de la cinétide

Les cinétosomes tirent leur origine d'un granule de chromatine nucléaire extrus dans le cytoplasme. Ce corpuscule conserve un certain temps ses propriétés Feulgen-positives. Il se fragmente en deux éléments qui se comportent dans la spermatide comme des cinétosomes. Peu après leur individualisation, ils s'accolent pour constituer un nouveau granule d'où

naît un cordon sidérophile. Celui-ci s'allonge rapidement et entoure la spermatide à sa périphérie. Lorsqu'il a atteint sa taille définitive, ce filament se montre constitué de deux flagelles enlacés en torsades, suivant deux lignes hélicoïdales. Leur allongement terminé, les flagelles se séparent sur la plus grande portion de leur longueur, leurs racines restant confondues.

M. — Modifications de structure du noyau de la spermatide

Les modifications morphologiques observées dans les spermatides, après la croissance des flagelles, sont dues à l'attraction qu'exercent les cinétosomes sur les différents constituants de la cellule. Le noyau émet une apophyse en forme de bec dont l'extrémité entre en contact avec les racines flagellaires. L'étirement de la substance nucléaire s'accentue, si bien que le noyau présente progressivement la forme d'un croissant de plus en plus aminci.

Au cours de ces transformations, la chromatine subit d'importants remaniements. Les mailles du réseau chromatinien s'allongent suivant la plus grande dimension du croissant nucléaire. Les tractus, qui portaient des chromocentres de petite taille, uniformisent leur calibre. Le noyau présente à ce moment une structure chromonématique typique. Un clivage longitudinal de la substance nucléaire entraîne la formation de deux cordons chromatiniens à l'intérieur desquels les chromonémas paraissent subir une spiralisation. Toute structure disparaît par la suite sur chacun de ces cordons qui s'enlacent suivant des trajets hélicoïdaux. Leur accolement est si parfait que le noyau de l'anthérozoïde se présente sous forme d'un boyau homogène dont les extrémités sont très légèrement effilées.

Les modifications de structure subies par le noyau de la spermatide présentent certaines analogies avec les phénomènes qui se déroulent au cours d'une prophase; la fissuration longitudinale du noyau en deux cordons chromatiniens rappelle notamment la formation des chromatides. L'enlacement hélicoïdal des deux cordons nucléaires suivant deux lignes spiralées est analogue à « l'enroulement relationnel » des chromatides chromosomiques. Mais alors que celles-ci

s'écartent en anaphase, les cordons chromatiniens du noyau de l'anthérozoïde s'accolent et constituent un filament de chromatine dont la structure est entièrement homogène.

N. — Le cytoplasme et les plastes de la spermatide

Au cours de l'étirement de la spermatide, une faible quantité de cytoplasme engaine le noyau; la majeure partie s'accumule à son extrémité distale et constitue la vésicule cytoplasmique de l'anthérozoïde. L'un des deux plastes discoïdes est attiré au voisinage des cinétosomes et des racines flagellaires. Il s'incurve en gouttière, s'étire et s'accole à l'extrémité antérieure du noyau. Il constitue le « corps apical » de l'anthérozoïde. Le second plaste récupère, pendant les transformations morphologiques du noyau, ses propriétés amylogènes. Il se localise, en fin d'évolution, dans la vésicule cytoplasmique appendue à l'extrémité distale du gamète.

O. — Le chondriome des cellules spermatogènes

Nous avons mis en évidence le chondriome dans les premières cellules spermatogènes. Il est constitué par des éléments de morphologie variable qui se raréfient dans les dernières générations cellulaires. Jusqu'à maintenant, nous n'avons pas retrouvé la trace de cette formation dans les spermatides ni dans les anthérozoïdes.

P. — L'anthérozoïde mûr

Le corps spiralé de l'anthérozoïde mûr porte, chez les Mousses, deux flagelles fixés à sa partie antérieure. Ils émergent du corps apical à deux niveaux différents. Le flagelle antérieur prend naissance sur la face concave, tandis que le second naît sur la face convexe. La vésicule cytoplasmique se détache plus ou moins tôt du corps de l'anthérozoïde, avant la pénétration du gamète dans le canal de l'archégone.

CONCLUSIONS

Il résulte de cet exposé que les plastes des cellules végétatives des Mousses, tout en conservant une morphologie assez constante, sont susceptibles de présenter une structure variable. D'aspect homogène dans les cellules en voie de multiplication active, ils offrent, ailleurs, tantôt un aspect granulaire, tantôt un aspect fibrillaire. Grâce à différentes méthodes de travail, nous avons précisé les rapports entre les *grana* et les fibrilles élémentaires, et en même temps élucidé la constitution du plaste amylifère.

La variabilité de structure des plastes s'accuse plus particulièrement dans les cellules reproductrices. Là, ils évoluent à partir d'éléments identiques à ceux que l'on observe dans les cellules végétatives et dont ils sont issus. Dans les cellules sporogènes ou spermatogènes, les plastes conservent leur pigment, mais prennent l'aspect des chromatophores amincis et étalés de certaines Chlorophycées. Chez les Mousses, il n'y a jamais réversibilité entre la morphologie normale de plaste et une morphologie rappelant celle des chondriosomes, comme c'est le cas dans les régions méristématiques des plantes vasculaires ou dans les organes reproducteurs de certaines Algues.

L'évolution remarquable que nous avons pu suivre et décrire dans les cellules reproductrices, nous paraît être l'indice d'une constitution particulière des plastes des Mousses. Il est possible que le type de différenciation constaté au niveau du plastidome soit lié à l'état évolutif de ces végétaux. Si notre étude montre l'intérêt présenté par la structure intime de ces éléments, elle apporte en même temps la preuve de l'existence d'un appareil plastidaire autonome dans toutes les cellules du gamétophyte ou du sporophyte.

Corrélativement, notre travail démontre l'indépendance du

chondriome vis-à-vis de toute autre formation cytoplasmique. Nous avons constaté, au sujet du système mitochondrial, bien des analogies de structure avec les éléments homologues des végétaux supérieurs. Les mitochondries présentent notamment des modifications morphologiques qui paraissent liées à l'activité physiologique des cellules. Les tissus de la capsule offrent, à ce point de vue, une diversité de constitution très suggestive. L'état de division beaucoup plus accentué du chondriome dans la zone sporogène, correspond à l'intensité du métabolisme propre à ce tissu. L'abondance des éléments filamenteux, plus ou moins allongés dans les cellules de la columelle, correspond, au contraire, à une activité métabolique restreinte.

Grâce à la méthode des colorations vitales, nous avons mis en évidence le vacuome dans les cellules reproductrices. Le système vacuolaire, présent dans toutes les cellules, se transmet au cours des divisions, de génération en génération. Sa structure particulière dans les cellules sporogènes et spermatogènes doit être rapprochée de celle qu'il présente dans des régions méristématiques ou dans des organes très déshydratés.

Nous avons réservé, dans notre mémoire, une place importante au sujet difficile de la spermatogénèse. L'autonomie du plastidome de la spermatide et sa présence dans l'anthérozoïde mûr nous paraissent constituer un des résultats essentiels de notre travail. Nous avons pu mettre en évidence le rôle fondamental joué par les cinétosomes dans les cellules-mères d'anthérozoïdes. Nous avons décrit la formation de ces organites à partir d'extrusions chromatiniennes intracytoplasmiques. Nous avons, enfin, étudié la constitution du noyau durant les modifications morphologiques de la spermatide. Cette étude nous a révélé l'existence d'une structure chromonématique complexe, pendant l'évolution du noyau de l'anthérozoïde en formation.

En récapitulant les faits que nous avons mis en évidence, nous comprenons combien modeste est notre contribution à la connaissance cytologique des Mousses. Nous croyons, cependant, que notre étude aura atteint le but que nous nous étions proposé : élucider certaines questions abordées par nos prédécesseurs, mais demeurées sujettes à controverses, et circonscrire de nouveaux problèmes que nous souhaitons aborder dans l'avenir.

BIBLIOGRAPHIE

Allen (C. E.). — The cytology of the male gametophyte of *Polytrichum juniperinum*. *Science*, N. S., 1908, **27**, 334.

— The origin of the blepharoplast in *Polytrichum*. *Science*, N. S., 1911, **33**, 193.

— Cell structure, growth and division in the antheridia of *Polytrichum juniperinum*. *Arch. f. Zellf. w. mik. Anat.*, 1912, **8**, 121-188.

— The spermatogenesis of *Polytrichum juniperinum*. *Ann. of Bot.*, 1917, **31**, 269-293.

Alvarado (S.). — Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen in den Paraphysen von *Mnium cuspidatum*. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1923, **41**, 85.

Arens (P.). — Zur Spermatogenese der Laubmoose. *Diss. Bonn.*, 1907, 36 S.

Beauverie (J.). — Etudes de cytologie expérimentale : action de l'eau distillée sur les chromoplastes de Renonculacées. *Rev. gén. de Bot.*, 1937, **49**, 469.

— La structure granulaire des grains de chlorophylle. *Rev. de cyt. et de cytophys.*, 1938, **3**, 80.

Belajeff (W.). — Ueber Bau und Entwickelung der spermatozoïden der Pflanzen. *Flora Ergänzungsband*, 1894, **79**, 1-48.

— Ueber die centrosome in den spermatogenen Zellen. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1899, **17**, 199-205.

Biebl (R.). — Weitere untersuchungen über die wirkung der α-strahlen auf die Pflanzenzelle. *Protoplasma*, 1940, **35**, 187.

Bowen (R. H.). — A preliminary report on the structural elements of the cytoplasma in plants cells. *Biol. Bull.*, 1927, **53**, 179-196.

— Studies on plant protoplasma. I et II. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 1928, **6**, et 1929, **9**,

Buvat (R.). — Recherches sur la dédifférenciation des cellules végétales. *Ann. des Sc. Nat. Botan.*, 1944-1945, **5** et **6**, 1-228.

— Monographie cytologique des cultures des tissus de Chicorée. *Rev. de Cytol. et de Cytophys.*, 1948, **10**, 53-102.

Chadefaud (M.). — Le cytoplasme des Algues vertes et des Algues brunes, ses éléments figurés et ses inclusions. Thèse, Paris, 1935.

Chadefaud (M.). — Les pyrénoïdes des Algues et l'existence, chez ces végétaux, d'un appareil cinétique intraplastidaire. *Ann. des Sciences Nat. Botanique*, 1941, 11e série, **2**, 1.

Chalaud (G.). — Le cycle évolutif de *Fossombronia pusilla*. *Rev. gén. de Bot.*, 1928-1929, **41**, 342.

— Les derniers stades de la spermatogénèse chez les Hépatiques. *Ann. Bryolog.*, 1930, **111**, 41-50.

Chatton (E.). — Sur les connexions flagellaires des éléments flagellés. Centrosomes et mastigosomes. La cinétide, unité cinéto-flagellaire. Cinétides simples et cinétides composées. *C. R. Soc. Biol.*, 1924, **91**, 577.

— Titres et travaux scientifiques (1906-1937). Sète, 1938.

Chatton (E.) & Brachon (S.). — Les relations du chondriome avec l'infraciliature chez divers Ciliés. Mitochondries ciliaires et parabasaux. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **118**, 958.

Chamberlain (Ch. J.). — Spermatogenesis in *Dioon edule*. *Bot. Gaz.*, 1909, **47**, 215.

— *Stangeria paradoxa*. *Bot. Gaz.*, 1916, **61**, 353.

Dangeard (P.). — Recherches de biologie cellulaire. *Le Botaniste*, 1923, **15**, 1-267.

— Plastes et cytosomes chez le *Fontinalis antipyretica*. *Bull. Soc. bot. fr.*, 1925, **72**, 5-8.

— Observations cytologiques sur les poils foliaires à forme de paraphyses des Polytrics. *Bull. Soc. bot. fr.*, 1925, **72**, 125.

— Sur quelques modifications pathologiques des plastes et sur la mise en évidence d'une membrane plastidaire. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1941, **213**, 884.

— Recherches sur les modifications du protoplasme dans les conditions permettant la survie de la cellule. *Le Botaniste*, 1942, **31**, 189-266.

— Observations sur la structure des chloroplastes. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1944, **219**, 626.

— Cytologie végétale et cytologie générale. *Encyclopédie biologique*. Lechevalier, Paris, 1947.

— Recherches sur la structure des chloroplastes et des leucoplastes. *Le Botaniste*, 1951, **35**, 83-108.

Dangeard (P.) & Eymé (J.). — Les plastes et les mitochondries dans la cellule apicale de quelques Muscinées. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1946, **222**, 335.

— Sur les formations filamenteuses de la cellule des Mousses. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1947, **224**, 1399.

Dangeard (P. A.). — Sur la nature du chondriome et son rôle dans la cellule. *C. R. Ac. Sc.*, 1918, **166**, 439-446.

— Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome. *C. R. Ac. Sc.*, 1919, **169**, 1005.

— Sur la reproduction sexuelle du *Marchantia polymorpha* dans ses rapports avec la structure cellulaire. *C. R. Ac. Sc.*, 1924, **178**, 267.

Delay (M^lle C.). — Observations cytologiques sur les Characées. I. L'évolution du noyau pendant la spermiogénèse de *Chara vulgaris* L. *Rev. de Cyt. et de Biol. vég.*, 1949, **11**, 315-332.

Devisé (R.). — Sur la figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microsporocytes du *Larix europea*. *La Cellule*, 1921, **32**, 249.

Doutreligne (J.). — Note sur la structure des chloroplastes. Kon. Akad. van Wettens Te Amst. *Proc. of the sect. of Sc.*, 1935, **38**, 886-896.

— Chlorophylle et chloroplastes. *Rev. des questions sc.*, 1936, **28**, 399.

Eftimiu (M^lle P.). — Sur la spermatogénèse chez *Bucegia Romanica* Rad. *Le Botaniste*, 1933, **25**, 117.

Emberger (L.). — Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes. *Arch. Morph. gén. et exp.*, 1921, **1**, 1-190.

— Nouvelles recherches sur le chondriome de la cellule végétale. *Rev. gén. Bot.*, 1927, **39**, 341 et 420.

— La valeur morphologique des plastes chez les végétaux. *Arch. d'Anatom. microscop.*, 1929, **25**, 426.

Eymé (J.). — Observations sur l'archégone des Muscinées. *P.-V. Soc. Linn. Bordeaux*, 1946.

— Contribution à la cytologie de quelques Muscinées. *Le Botaniste*, 1947, **32**, 101-196.

— Sur la présence d'oxalate de calcium dans la cellule des Bryophytes. *C. R. Ac. Sc.*, 1948, **227**, 441.

— Observations sur la cytologie du sporogone des Mousses. *C. R. Ac. Sc.*, 1948, **227**, 1399.

— Observations sur la spermatogénèse des Mousses. *C. R. Ac. Sc.*, 1952, **234**, 657.

— Sur l'origine des cinétosomes et la structure du noyau de l'anthérozoïde des Mousses. *C. R. Ac. Sc.*, 1953, **237**, 493-495.

Fauré-Frémiet (E.). — Etude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. *Arch. d'Anat. microsc.*, 1910, **11**, 457-648.

— La cinétique du développement (multiplication cellulaire et croissance). Les Presses universitaires de France, 1925.

Gautheret (R.). — Recherches sur la réduction du nitrate d'argent par les chloroplastes. *C. R. Ac. Sc.*, 1934, **198**, 1252.

— Recherches sur la formation de chlorophylle dans les racines et la réduction des sels d'argent par les chloroplastes. *Rev. gén. Bot.*, 1935, **47**.

Gavaudan (P.). — Recherches sur la cellule des Hépatiques. *Le Botaniste*, 1930, **22**, 105-294.

Geitler (L.). — Ueber den Granabau der Plastiden. *Planta*, 1937, **26**, 463.

Guignard (L.). — Développement et constitution des anthérozoïdes. *Rev. gén. Bot.*, 1889, **1**, 11, 63, 136 et 175.

Guignard (L.). — Les centres cinétiques chez les végétaux. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1898, S. VIII, **5**, 177-220.

- Sur l'existence de corps protéiques particuliers dans le pollen de diverses Asclépiadacées. *C. R. Ac. Sc.*, 1923, **175**, 1015.

Guilliermond (A.). — Sur la signification du chondriome. *Rev. gén. Bot.*, 1918, **30**, 161.

– Observations vitales sur le chondriome des végétaux. *Rev. gén. Bot.*, 1919, **31**, 372.

– Les constituants morphologiques du cytoplasme : le chondriome. *Act. scientif. et ind.*, 1934, **170**.

Guilliermond (A.) & Mangenot (G.). — Revue générale des travaux de cytologie parus de 1910 à 1925. *Rev. gén. Bot.*, 1926-1927, **38** et **39**.

Guilliermond (A.), Mangenot (G.) & Plantefol (L.). — Traité de cytologie végétale. Le François, Paris, 1933.

Hedwig (J.). — Fundamentum Historiae Naturalis Muscorum frondosorum concernens eorum flores, fructus, seminale propagationem... Lipsiae, 1782.

Heitz (E.). — Untersuchungen über die Teilung der Chloroplasten. Strasbourg, 1922.

- Das Verhalten von Kern und Chloroplasten bei der Regeneration. *Zeits. f. Zellf. Mikros. Anat.*, 1925, **2**, 69.

- Gerichtete Chlorophyllscheiben als strukturelle Assimilationseinheitein der Chloroplasten. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1936, **54**, 362-368.

— Untersuchungen über den Bau der Plastiden. I. Die gerichteten Chlorophyllscheiben der Chloroplasten. *Plasta*, 1937, **26**, 134.

Hofmeister (W.). — Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchbildung höherer Kryptogamen. Leipzig, 1851.

Hollande (A. Ch.). — La vie et la structure de la cellule. *Actualités scientifiques et industrielles*, Paris, 1947, n° 1016.

Hollande (A. Ch.) & (Mme G.). — La structure des chloroplastes. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 1940-1941, **31**, 648-652.

Hurel-Py (Mme G.). — Recherches sur les conditions du *p*H nécessaires pour obtenir la germination des grains de pollen et la coloration vitale de leurs vacuoles. *C. R. Ac. Sc.*, 1934, **198**, 195.

— Les réactions de Feulgen sur la cellule végétale. *Rev. de cytol. et de cytophys.*, 1936, **2**, 67-76.

- Etude de la germination des grains de pollen de *Narcissus Tazetta*. *C. R. Soc. Biol.*, 1942, **136**, 199.

Ikeno (S.). — Beiträge zur Kenntnis der pflanzlichen Spermatogenese : die Spermatogenese von *Marchantia polymorpha*. *Beih. Z. Bot. Zentralbl.*, 1903, **15**, 65-88.

- - Blepharoplasten in Pflanzenreich. *Biol. Zentralbl.*, 1904, **24**, 211-221.

— Zur Frage nach der Homologie der Blepharoplasten. *Flora*, 1906, **96**, 538-542.

Jungers (V.) & Doutreligne (J.). — Sur la localisation de la chlorophylle dans les chloroplastes. *La Cellule*, 1941-1943, **49**, 407-418.

Küster (E.). — Anisotrope Plastiden. *Zeitschr. f. wiss. Mikr.*, 1937, **54**, 88-94.

— Die Pflanzenzelle. Zweite Auflage. Gustav Fischer, Jena, 1951.

Kylin (H.). — Ueber den Bau der Spermatozoiden der Fucaceen. *Ber. Bot. Gesell.*, 1916, **34**, 194-202.

La Valette Saint-George (Von). — Spermatologische Beiträge. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1885, **25**, 581-593.

Leeuwen-Reijnvaan (J. u. W.) — Ueber eine zweifache Reduktion bei der Bildung der Geschlechtszellen und darauffolgende Befruchtung mittels zwei Spermatozoiden und über die Individualität der Chromosomen bei einigen Polytrichumarten. *Rec. Trav. botan. Néerland.*, 1907, **4**, 177-220.

— Ueber die Spermatogenese der Moose, speziell mit Berücksichtigung der Centrosomen und Reduktionsteilungsfragen. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, 1908, **26** *a*, 301-309.

Lewitsky (C.). — Ueber die chondriosomen in pflanzlichen Zellen. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1910, **28**, 538.

— Die Chondriosomen in der Gonogenese bei *Equisetum palustre*. *Arch. f. wiss. Bot.*, 1925.

Lorch (W.). — Ueber das Vorkommen von Kalziumoxalatkristallen in den Sporogonien von *Polytrichum commune*. *Hedwigia*, 1919, 432-439.

— Anatomie der Laubmoose. *Handbuch der Pflanzenanatomie*, 1931, II Abt. I Teil. Band VII/I.

Ma (R. M.). — Starch deposition in sporogenous cells of certain mosses. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 1930, **57**, 277-284.

Mc Allister (F.). — The pyrenoid of *Anthoceros*. *Am. Journ. of Bot.*, 1914, **1**, 79-95.

Mangenot (G.). — La structure des anthérozoïdes des Fucacées. *C. R. Ac. Sc.*, 1921, **172**, 1198-1200.

— Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Algues. *Arch. Morph. Gén. et exp.*, 1922, **9**, 1-340.

Melin (E.). — Die Sporogenese von *Sphagnum squarrosum* (Pers.) Nehteinigen Bermerkungen über das antheridium von *Sphagnum acutifolium* (Ehrh.). *Svensk. Bot. Tidsk.*, 1915, **9**, 261-293.

Menke (W.). — Chloroplasten Studien. II. *Protoplasma*, 1934, **22**, 56-62.

— Ueber den Feibaun der Chloroplasten. *Kolloid Zeits.*, 1938, **85**, 256-259.

— Die lamellarstruktur der chloroplasten in ultra-violetten Licht. *Die Naturwiss.*, 1940, **28**, 158-159.

Meyer (A.). — Der Chlorophylkorn, Leipzig, 1883.

Motte (J.). — Contribution à la connaissance cytologique des Muscinées. *Ann. des Sc. Nat. Bot.*, 1928, **10**, 293-543.

— La cytologie des Muscinées dans ses rapports avec la cytologie générale, *Rev. Bryol.*, 1929, **2**, 167-206.

Motte (J.). — Cytologie, dans Verdoorn : Manual of Bryology, The Hague, 1932.

Mottier (D. H.). — Chondriosomes and the primordia of chloroplasts and leucoplasts. *Ann. of Bot.*, 1918, **32**, 91-114.

Mühldorf (A.). — Die Stärke in den pflanzlichen Spermien. *Bot. Archiv.*, 1930, **30**, 167-194.

Berichtigungen und Ergänzungen unserer Kenntnisse über die Morphologie und Histologie pflanzlichen Spermien. *Biologia Generalis*, Wien, 1930, im Druck.

Ueber die Gestalt und den Bau der Spermien von *Sphagnum*. *Beih. Bot. Zentralbl.*, 1930, **47**, 169-191.

Müller. — Die Entwickelungsgeschichte der Kapsel von *Ephemerum*. Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Laubmoose. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1867, **6**, 237-248.

Poběguin (Th.). — Les oxalates de calcium chez quelques Angiospermes. Thèse, Paris, 1943.

Py (M^lle^ G.). — Recherches cytologiques sur l'assise nourricière des microspores et les microspores des Plantes vasculaires et en particulier sur le comportement des constituants morphologiques du cytoplasme. Thèse, Paris, 1932.

Rabinowitch (E.). — Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1952, **3**, 229-264.

Rezende-Pinto (M. C. de). — Sur la structure hélicoïdale des chloroplastes. *Portug. Acta Biol.*, 1948, **2**, 111-114.

— Sur la structure granulaire des chloroplastes d'*Anthoceros*. *Portug. Acta Biol.*, 1948, **2**, 115.

— Sur l'optique et la structure chloroplastonématique d'*Anthoceros laevis*. *Genetica Iberica*, 1952, **4**, 63-68.

— Ueber die Genese und die Struktur der Chloroplasten bei den höheren Pflanzen. *Protoplasma*, 1952, **41**, 336-342.

Roze (E.). — Sur un mouvement propre des granules amylacées des Anthérozoïdes des Mousses. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1865, **12**, 253-255.

— Les Anthérozoïdes des Cryptogames. *Ann. des Soc. Nat., Bot.*, 1867, **7**, 1867.

Salmon (M^lle^ J.). — Différenciation des tubes criblés chez les Angiospermes. *Rev. de Cytol. et de Cytophysiol. vég.*, 1946-1947, **9**, 55-168.

Sapehin (A.). — Ueber das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe. *Ber. d. d. Bot. Gesell.*, 1911, **29**, 491-496.

Untersuchungen über die Individualität der Plastide. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1913, **31**, 14-16.

— Ein Beweis der Individualität der Plastide. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1913, **31**, 321-324.

Scherrer (A.). — Die Chromatophoren und Chondriosomen von *Anthoceros*. *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1913, **31**, 493-500.

Untersuchungen über Bau und Vehrmehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros, *Flora*, 1915, **107**, 1-56.

Schimper (A. F. W.). Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. *Jahr. f. Wiss. Botan.*, 1885, **16**, 1-247.

Schimper (W. P.). — Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses. Thèse de Doctorat, Strasbourg, 1848.

— Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Sphaignes, Paris, 1857.

Schwartz (F.). — Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. *Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 1888, **5**, 1.

Senjaninova (M.). — Origin of plastids during sporogenesis in Mosses. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 1927, **6**, 464-492.

Senn (G.). — Die Gestalts — und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren, Leipzig, 1908.

Sharp (L. W.). — Spermatogenesis in *Equisetrem. Bot. Gaz.*, 1912, **54**, 89.

— Introduction to cytology, 1934.

— Fundamentals of cytology. Mc Graw Hill Book C°, N.-Y., 1943, 261 p.

Straus (W.). — Chromoplasts. Development of crystalline forms, structure, state of the pigments. *The Botanical Review*, 1953, **19** (3), 147.

Strugger (S.). — Die Anwendung des Phasenkontrast. Verfahrens zum Studium der Pflanzenzelle. *Zeitschr. Naturforsch.*, 1947, **2** *b*, 146.

— Ueber den Bau der Protoplastiden und Chloroplasten. *Naturwiss.*, 1950, **37**, 167.

Thomas (R.). — Sur une nouvelle méthode de coloration des cils et flagelles. *Bull. Microsc. appl.*, 1952, **2**, 70-74.

Verdoorn (F.). — Manual of Bryology. The Hague, 1932.

Wagner. — Evolution du chondriome pendant la formation des grains du pollen chez les Angiospermes. *Biologia generalis*, 1927, **3** (1-2), 15.

Walker. — On abnormal cell-fusion in the archegonium; and on spermatogenesis in *Polytrichum*. *Ann. of Bot.*, 1913, **27**, 115-132.

Weier (T. E.). — Notes on the plastid and other cytoplasmic bodies during sporogenesis and spermatogenesis in *Polytrichum commune*. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 1930, **16**, 536-543.

— A study of the moss plastid after fixation by mitochondrial, osmium and silver technique. *La Cellule*, 1930, **40**, 260 et **41**, 50.

— A comparison of the plastid with the Golgi zone. *Biol. Bull.*, 1932, **62**, 126-139.

— The structure of the Bryophyte plastid with reference to the Golgi zone. *Amer. Journ. of Bot.*, 1932, **19**, 659.

— The structure of the non-starch-containing bett chloroplasts. *Amer. Journ. Bot.*, 1936, **23**, 645-652.

Weier (T. E.). — The structure of the chloroplast. *The botan. Review*, 1938, **4**, 497-530.

Weier (T. E.) & Stocking (C. R.). — The chloroplast : structure, Inheritance and Enzymology. II. *The bot. Review*, 1952, **18**, 14-75.

Wilson (E. B.). — The cell in development and heredity. N.-Y., 3e ed., 1928.

Wilson (M.). — On spore formation and nuclear division in *Mnium hornum*. *Ann. of Bot.*, 1909, **23**, 141.

— Preliminary note on the spermatogenesis of *Mnium hornum*. *Ann. of Bot.*, 1910, **24**, 235.

— Spermatogenesis in the Bryophyta. *Ann. of Bot.*, 1911, **25**, 415-457.

Woodburn (W. L.). — Spermatogenesis in *Mnium affine* var. *ciliaris*. *Ann. of Bot.*, 1915, **29**, 441-457.

Yuasa (A.). — Studies in the cytology of *Pteridophyta*. XVII : The chromonema structure of the spermatozoid nucleus in *Isoetes japonica*. *Bot. Mag.*, 1939, **53**, 251-256.

Zirkle (C.). — The structure of the chloroplast in certain higher plants. *Amer. Journ. Bot.*, 1926, **13**, 301-340.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Introduction 1

PREMIÈRE PARTIE

Les plastes des cellules végétatives des mousses.

Les plastes des cellules végétatives des mousses 7

I. — Les chloroplastes, éléments permanents des cellules végétatives 8

II. — Morphologie - Taille - Bipartition 9

III. — Structure granulaire 11

IV. — Plastes et amidon 14

V. — Les plastes après fixation 15

VI. — Altérations pathologiques des plastes 16

a) Apparition d'une structure fibrillaire 16

b) Vésiculisation des plastes 17

VII. — Synthèse et discussion 18

a) Structure granulaire 18

b) Structure fibrillaire 20

c) Localisation de l'amidon 22

d) Existence d'une membrane autour des plastes 23

Conclusion 24

DEUXIÈME PARTIE

La sporogénèse.

Introduction 27

Chapitre premier. — La zone sporogène 29

I. — Le plastidome 29

a) Les travaux antérieurs 29

Pages

b) Recherches personnelles 34

1° Le plastidome dans la zone sporogène de *Catharinea undulata* (L.) W. et M. 34

2° Le plastidome dans la zone sporogène de *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. 41

3° Le plastidome dans la zone sporogène de *Bryum capillare* (L.) 43

4° Le plastidome dans la zone sporogène de quelques espèces d'Hypnacées (*Homalothecium sericeum* [L.] B. E., *Eurhynchium striatum* B. E., *Pseudoscleropodium purum* [L.] Fleisch.). 44

5° Le plastidome dans la zone sporogène de *Mnium undulatum* L. et de *Mnium rostratum* Schrad. 45

6° Le plastidome dans la zone sporogène de *Sphagnum cymbifolium* Ehrh... 47

c) Interprétation de ces observations 49

1° Indépendance du plastidome dans les cellules sporogènes 49

2° Répartition des plastes dans les cellules sporogènes 50

3° Structure du plaste foliacé 53

4° Les conceptions de Weier sur la constitution du plastidome dans les cellules sporogènes 55

II. — Le chondriome 56

a) Le chondriome dans les cellules sporogènes, à l'exception des cellules-mères de tétraspores 58

b) Le chondriome dans les cellules-mères de tétraspores 61

Discussion de ces résultats 64

III. — Les inclusions lipidiques 66

a) Les inclusions lipidiques dans la zone sporogène, à l'exception des *Mnium* et *Sphagnum* 66

b) Les inclusions lipidiques chez *Mnium undulatum* L., *Mnium rostratum* Schrad. et *Sphagnum cymbifolium* Ehrh. 67

IV. — Le vacuome 69

Pages

a) Zone sporogène de *Homalothecium sericeum* (L.) B. E. 70
b) Zone sporogène de *Bryum capillare* L. 72
c) Zone sporogène de *Sphagnum cymbifolium* Ehrh. 74
d) Zone sporogène de *Mnium undulatum* L... 74
Discussion de ces résultats 75

Chapitre II. — Les tissus de la capsule en dehors de la zone sporogène 79
I. — Les cellules des assises nourricières ou cellules du tapis 79
II. — Les cellules de la columelle et des tissus extérieurs à la zone sporogène 81
III. — Les corps protéiques de l'assise épidermique de la capsule de *Catharinea undulata* 83
IV. — Les cellules de la capsule de *Sphagnum cymbifolium* Ehrh. 85

TROISIÈME PARTIE

La spermatogénèse.

Introduction 91
I. — L'anthéridie 91
II. — Technique d'étude 92

Chapitre premier. — Les cellules spermatogènes (De la cellule initiale de l'anthéridie aux cellules-mères d'anthérozoïdes).. 94
I. — Le plastidome 94
a) Les travaux antérieurs 95
b) Observations personnelles 96
II. — Le chondriome 101

Chapitre II. — Les spermatides ou cellules-mères d'anthérozoïdes 104
I. — Le plastidome dans les spermatides 105
II. — L'origine et le développement de la cinétide 109
a) La formation des cinétosomes dans la spermatide 110
b) Constitution du noyau de la spermatide et extrusion de chromatine dans le cytoplasme chez *Catharinea undulata* (L.) W. et M. 111

Pages

c) L'émission des flagelles et la constitution de la cinétide 114

III. — Les modifications morphologiques de la spermatide après la formation de la cinétide 118

a) Le corps apical 121

b) L'évolution du noyau de la spermatide 124

c) Le plaste postérieur 132

IV. — Le vacuome 134

Chapitre III. — L'anthérozoïde mur 138

Considérations générales 143

a) Indépendance des plastes et des mitochondries chez les Mousses 143

b) Structure des plastes des cellules végétatives. 144

c) Les plastes des cellules sporogènes et spermatogènes 145

d) Le chondriome des cellules sporogènes.... 146

e) Les formations lipidiques dans les cellules sporogènes des *Mnium* et *Sphagnum*.... 147

f) Le vacuome des cellules sporogènes et spermatogènes 147

g) Les cellules du tapis 147

h) Les cellules de la columelle 148

i) Les cristalloïdes protéiques de *Catharinea undulata* 148

j) Les cellules de la columelle de *Sphagnum*. 149

k) Evolution des cellules spermatogènes 149

l) Origine et développement de la cinétide.. 149

m) Modifications de structure du noyau de la spermatide 150

n) Le cytoplasme et les plastes de la spermatide 151

o) Le chondriome des cellules spermatogènes. 151

p) L'anthérozoïde mûr 151

Conclusions 153

Bibliographie 155

Le Gérant : P. Dangeard.

Dépôt légal effectué en 1954 (2e trimestre).

Bordeaux. — Imp. E. Drouillard, place de la Victoire, 3.

PLANCHES

PLANCHE I

PLANCHE I

(Grossissement : × 2.400 environ.)

Fig. 1 à 5. — Plastes foliaires de *Fontinalis antipyretica*. 1 : portion de cellule après action de l'eau iodée (amidon coloré en noir); 2, 3, 4 : plastes de feuilles jeunes; 5 : plaste de feuille âgée (*grana* légèrement allongés).

Fig. 6 à 8. — Plastes de *Mnium undulatum*. 6 et 7 : amidon coloré en noir par l'iode.

Fig. 9 à 12. — Plastes de *Pogonatum aloides* « in vivo ». 9 : une cellule appartenant à une lamelle foliaire; grains d'amidon apparents sur les plastes; 10 : plaste de protonéma avec *grana;* 11 et 12 : plastes de protonéma avec grains d'amidon apparents.

Fig. 13 à 17. — *Sphagnum cymbifolium*. 13 : cellule apicale de tige observée *in vivo*, contenant plusieurs plastes chlorophylliens; 14 à 17 : plastes appartenant à des cellules de feuilles périchétiales âgées.

Fig. 18 à 23. — Plastes d'une feuille de *Funaria hygrometrica* appartenant à une tige qui porte une capsule mûre; chaque plaste contient de volumineuses inclusions d'amidon séparées par un *stroma* aminci.

Fig. 24. — Portion de cellule d'une feuille périchétiale jeune de *Sphagnum cymbifolium;* plastes sphériques avec *grana* très apparents, d'assez grosse taille et disposés suivant des lignes spiralées.

Fig. 25. — Portion de cellule de poil foliaire de *Catharinea undulata* avec plastes à structure granulaire.

Fig. 26. — Portion de cellule de poil foliaire de *Polytrichum formosum* avec mitoplastes portant quelques grains d'amidon.

Fig. 27 et 28. — Cellules foliaires de *Fissidens taxifolius*. 27 : plaste *in vivo* avec structure granulaire; 28 : amidon coloré en noir par l'eau iodée.

Fig. 29. — Plaste foliaire isolé de *Hookeria lucens;* inclusion d'amidon et *grana* visibles *in vivo*.

Fig. 30. Deux cellules foliaires de *Grimmia pulvinata;* plastes avec *grana* de très petite taille.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30

PLANCHE I

PLANCHE II

PLANCHE II

(Grossissement : × 2.400 environ.)

Fig. 1 à 21 — Plastes isolés appartenant à des cellules foliaires de *Funaria hygrometrica.*

Fig. 1 à 7. — Plastes amylifères après fixation Nawa et coloration hémat. Fig. 8 à 14 : plastes paraissant dépourvus d'amidon (Nawa, hématox.) mais présentant une structure fibrillaire avec parfois alignement de *grana.*

Fig. 16. — Plaste de feuille traitée par l'eau acétique à 1 p. 100. Les *grana* sont allongés et disposés sur des trabécules hélicoïdaux qui deviennent de plus en plus apparents.

Fig. 17 à 21. — Plastes ayant subi une altération sous l'action de l'eau distillée; disparition des *grana,* apparition d'une structure fibrillaire; fig. 21 : plaste entièrement vésiculisé; *stroma* fibrillaire à un pôle, membrane plastidaire distendue limitant au pôle opposé une vésicule incolore.

Fig. 22 à 25. — Plastes de *Catharinea undulata* provenant de cellules foliaires (22 et 25) et de l'enveloppe d'une anthéridie (23 et 24) fixées (Nawa) et colorées (hématox.).

Fig. 26 à 28. — Plastes foliaires de *Mnium punctatum* (Nawa, hématox.) montrant, comme les précédents, une structure granulofibrillaire.

Fig. 29. — Spore de *Buxbaumia indusiata* colorée au rouge neutre, contenant cinq plastes avec *grana* légèrement allongés.

Fig. 30 à 34. — Plastes appartenant à des cellules du pseudopode de la capsule de *Sphagnum cymbifolium* ayant subi l'action de l'eau distillée. 30 : plaste avant toute altération; 31 et 33 : plastes à l'aspect ruminé présentant par la suite une structure fibrillaire (32 et 34).

Fig. 35 et 41. — Plastes appartenant à des cellules de la couche enveloppante d'une anthéridie de *Sphagnum cymbifolium* observés *in vivo* dans une solution aqueuse de rouge neutre; vésicules intraplastidaires colorées par le rouge neutre.

Fig. 36 à 39. — Différents aspects de plastes foliaires de *Hookeria lucens* fixés (Nawa) et colorés (hématox.).

Fig. 40, 42 et 43. — Plastes foliaires de *Bryum capillare.* Fig. 40 : plaste de feuille jeune *in vivo;* fig. 42 : plaste de la même cellule après action de l'eau iodée; fig. 43 : plaste de feuille âgée *in vivo.*

Fig. 44, 45 et 46 — Plastes foliaires de *Physcomitrium piriforme.* Fig. 44 : grains d'amidon et *grana* apparents *in vivo;* vitalement, les *grana* apparaissent alignés sur des lignes allongées suivant la plus grande dimension du plaste; fig. 45 et 46 : grains d'amidon colorés par l'iode.

Fig. 47 et 48. — Cellules foliaires de *Pseudoscleropodium purum* avec plastes possédant des *grana* de taille très réduite.

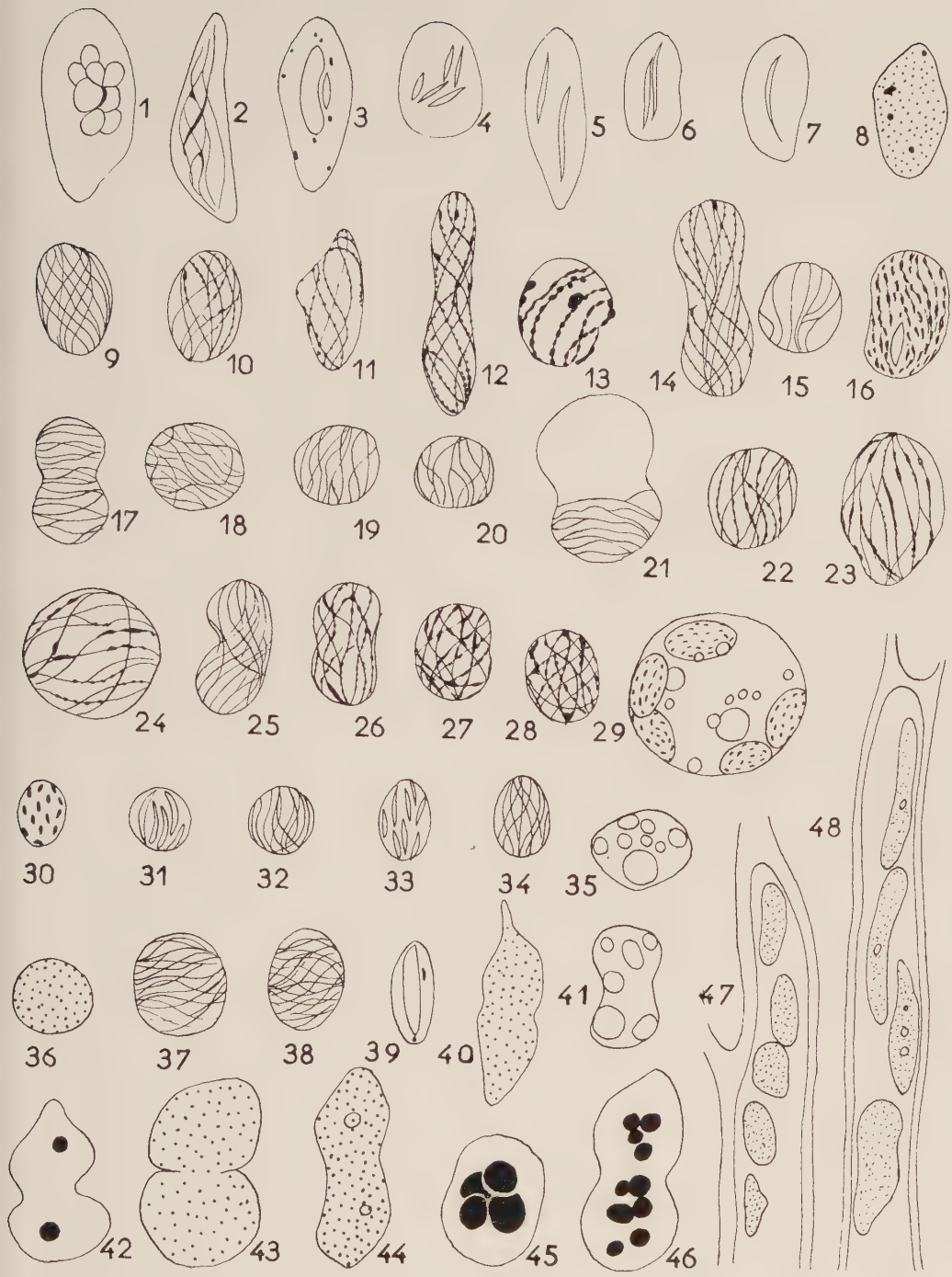
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48

PLANCHE II

PLANCHE III

PLANCHE III

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Cellules de la capsule de *Catharinea undulata*.

Fig. 1. — Cellule sporogène très jeune *in vivo*.

Fig. 2. — Deux cellules sporogènes et une cellule du tapis *in vivo*. Noter la réduction du nombre des plastes dans les cellules sporogènes.

Fig. 3. — Cellules sporogènes plus âgées que les précédentes *in vivo*. Il ne subsiste plus qu'un seul plaste par cellule.

Fig. 4. — Jeunes cellules sporogènes *in vivo* à plusieurs plastes.

Fig. 5. — Cellules sporogènes *in vivo* à l'intérieur desquelles les plastes épousent la sphéricité des noyaux.

Fig. 6, 7 et 8. — Cellules sporogènes fixées (Regaud) et colorées (hématox.) durant le développement de la zone sporogène; plastes foliacés d'aspect réticulé, mitochondries et chondriocontes allongés.

Fig. 9. — Cellule de l'assise nourricière (Regaud-hématox.); plastes de petite taille avec inclusions amylacées en amandes, chondriome représenté par des éléments de taille variée.

Fig. 10. — Portion d'une grande cellule de la columelle (Regaud-hématox.). Plastes amylifères; filaments mitochondriaux allongés.

PLANCHE III

PLANCHE IV

PLANCHE IV

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Fig. 1 à 15, 17 et 18. — Sporogénèse de *Catharinea undulata.*

Fig. 16. — Spore de *Pogonatum aloides.*

Fig. 19. — Cellules sporogènes de *Fissidens taxifolius.*

Fig. 1 à 5 et 8. — Cellule-mère de tétraspores observées *in vivo.* Noter les deux divisions successives du plaste foliacé et l'apparition des granulations lipidiques.

Fig. 4. — Plaque équatoriale de la mitose hétérotypique.

Fig. 8. — Une des deux plaques équatoriales des mitoses homéotypiques

Fig. 5. — Télophase d'une mitose homéotypique. Chaque noyau-fils est accompagné, dans une jeune tétraspore, d'un plaste et de granulations lipidiques.

Fig. 6. — Cellule-mère fixée (Regaud) et colorée (hématox.). Stade précédant la méiose. Les deux plastes sont recouverts d'un « manteau mitochondrial ».

Fig. 7. — Cellule-mère fixée au liquide de Benda-Meves et examinée sans coloration. Granulations lipidiques osmio-réductrices autour du plaste foliacé coloré en gris.

Fig. 9 à 12. — Différentes cellules-mères de tétraspores fixées (Regaud) et colorées (hématox.). Granules mitochondriaux au voisinage des plastes. Noter sur les fig. 6, 9, 10 et 11 la présence de précipités vacuolaires à l'intérieur de vacuoles incolores.

Fig. 13. — Jeune tétraspore *in vivo* à un seul plaste et à nombreuses gouttelettes lipidiques.

Fig. 14. — Tétraspore plus âgée *in vivo.* Plastes avec nombreux grains d'amidon. (Granulations lipidiques non représentées.)

Fig. 15. — Jeune tétraspore fixée (Regaud) et colorée (hématox.) ne possédant qu'un seul plaste. Des granulations mitochondriales, en nombre inférieur à celui d'avant la méiose, accompagnent ce plaste.

Fig. 16. — Spore de *Pogonatum aloides* traitée par l'eau iodée. Plastes avec amidon coloré en noir. Granulations lipidiques réfringentes.

Fig. 17. — Tétraspores de *Catharinea* fixées au liquide de Benda-Meves et observées sans coloration. Granules lipidiques colorées en noir.

Fig. 18. — Même stade que précédemment, *in vivo.* Plastes recouvrant partiellement les noyaux.

Fig. 19. — Deux cellules sporogènes de *Fissidens taxifolius* fixées (Regaud) et colorées (hématox.).

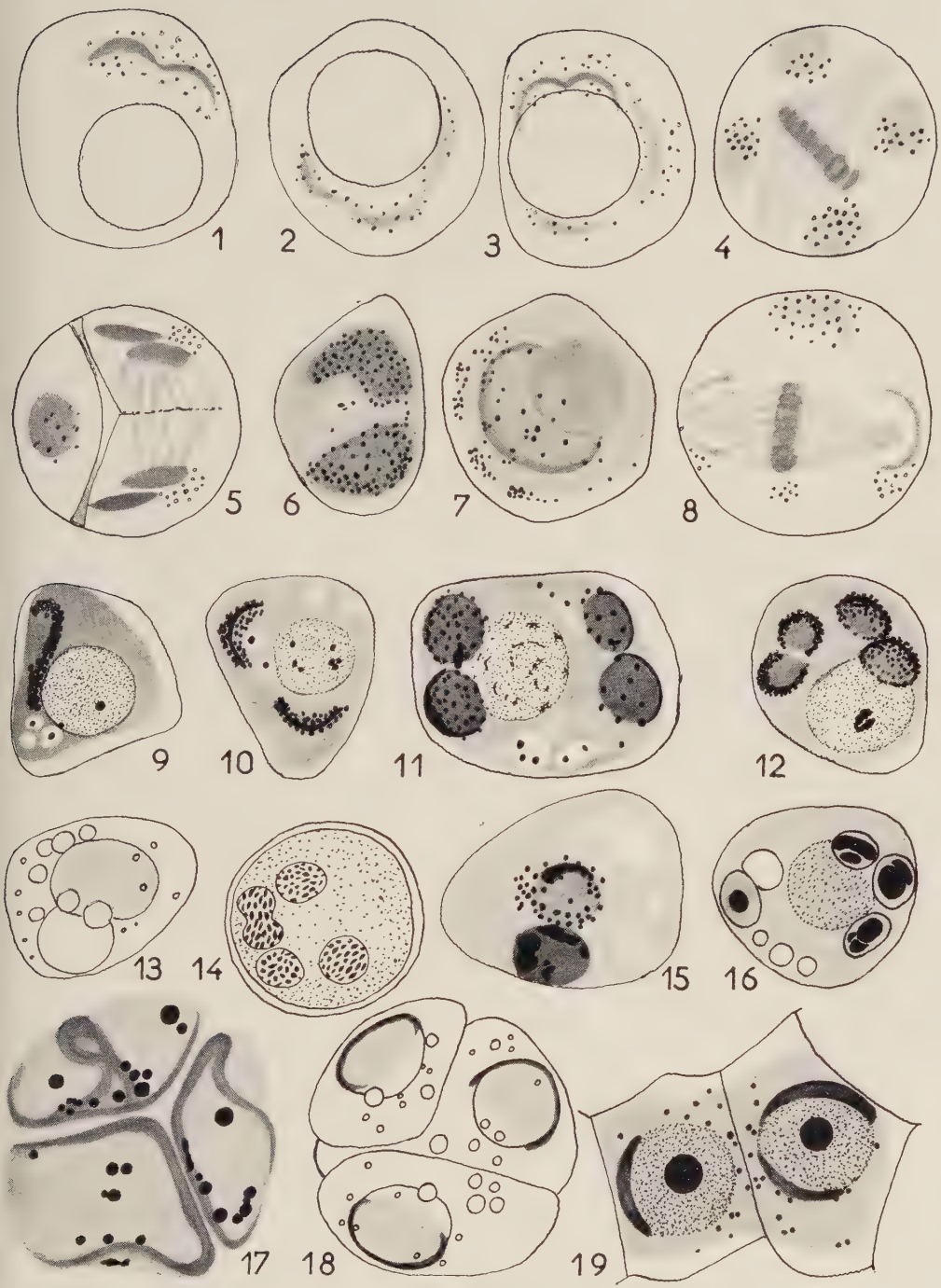

PLANCHE IV

PLANCHE V

PLANCHE V

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Cellules de la capsule de *Catharinea undulata.*

Fig. 1. Cellules sporogènes et cellules du tapis fixées au liquide de Benda-Meves et examinées sans coloration. Remarquer l'absence de lipides dans les cellules sporogènes et la présence de granulations osmiophiles dans les cellules nourricières.

Fig. 2. Une cellule épidermique jeune; fixation Flemming sans coloration. Chloroplastes et cristalloïdes protéiques de petite taille colorés en noir.

Fig. 3. Une cellule épidermique de capsule adulte; fixation Benda-Meves sans coloration.

Fig. 4. Une cellule épidermique observée *in vivo;* chloroplastes et cristalloïdes protéiques incolores.

Fig. 5. Une cellule épidermique fixée au liquide de Helly et colorée à l'hématox.

Fig. 6. Une cellule épidermique adulte fixée au liquide de Flemming et observée sans coloration.

Fig. 7. Une cellule épidermique adulte fixée au Nawa. et colorée à l'hématox.

Fig. 8. Une cellule épidermique d'une très jeune capsule fixée au Regaud et colorée à l'hématox.

PLANCHE V

PLANCHE VI

PLANCHE VI

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Fig. 1 à 5. — Cellules sporogènes de *Funaria hygrometrica*.

Fig. 6 à 13. — Cellules de la capsule de *Eurhynchium striatum*.

Fig. 14 et 15. — Cellules de la capsule de *Tortula muralis*.

Fig. 1, 2 et 3. — Cellules sporogènes de *Funaria* (fixation Regaud, coloration hématox.). Plastes foliacés plus ou moins distincts suivant les cellules; mitochondries granuleuses et en bâtonnets avec vésicules incolores.

Fig. 4 et 5. — Cellules sporogènes d'une très jeune capsule de *Funaria* (fixation Regaud, coloration hématox.). Chondriome constitué essentiellement d'éléments courts.

Fig. 6 et 9. — Cellules sporogènes de la capsule de *Eurhynchium striatum* (fixation Regaud, coloration hématox.). Chondriome constitué essentiellement d'éléments allongés.

Fig. 7 et 11. — Portions de cellules de la columelle d'une capsule adulte (fixation Regaud, coloration hématox.). Remarquer les filaments mitochondriaux très allongés.

Fig. 8, 10 et 13. — Trois chloroplastes appartenant à une assise extérieure à la zone sporogène (fixation Regaud, coloration hématox.). Plastes plus volumineux que dans la columelle et possédant de nombreuses inclusions d'amidon en forme d'amandes.

Fig. 12. — Portion d'une cellule épidermique de la capsule (fixation Regaud, coloration hématox.). Chondriome constitué d'éléments peu allongés.

Fig. 14. — Portion d'une cellule de la capsule de *Tortula muralis* située à l'extérieur de la zone sporogène (fixation Regaud, coloration hématox.). Plastes plus petits que dans la columelle, chondriome granuleux.

Fig. 15. — Deux cellules sporogènes de *Tortula muralis* (fixation Regaud, coloration hématox.). Plastes foliacés accolés aux noyaux; éléments du chondriome de taille variée.

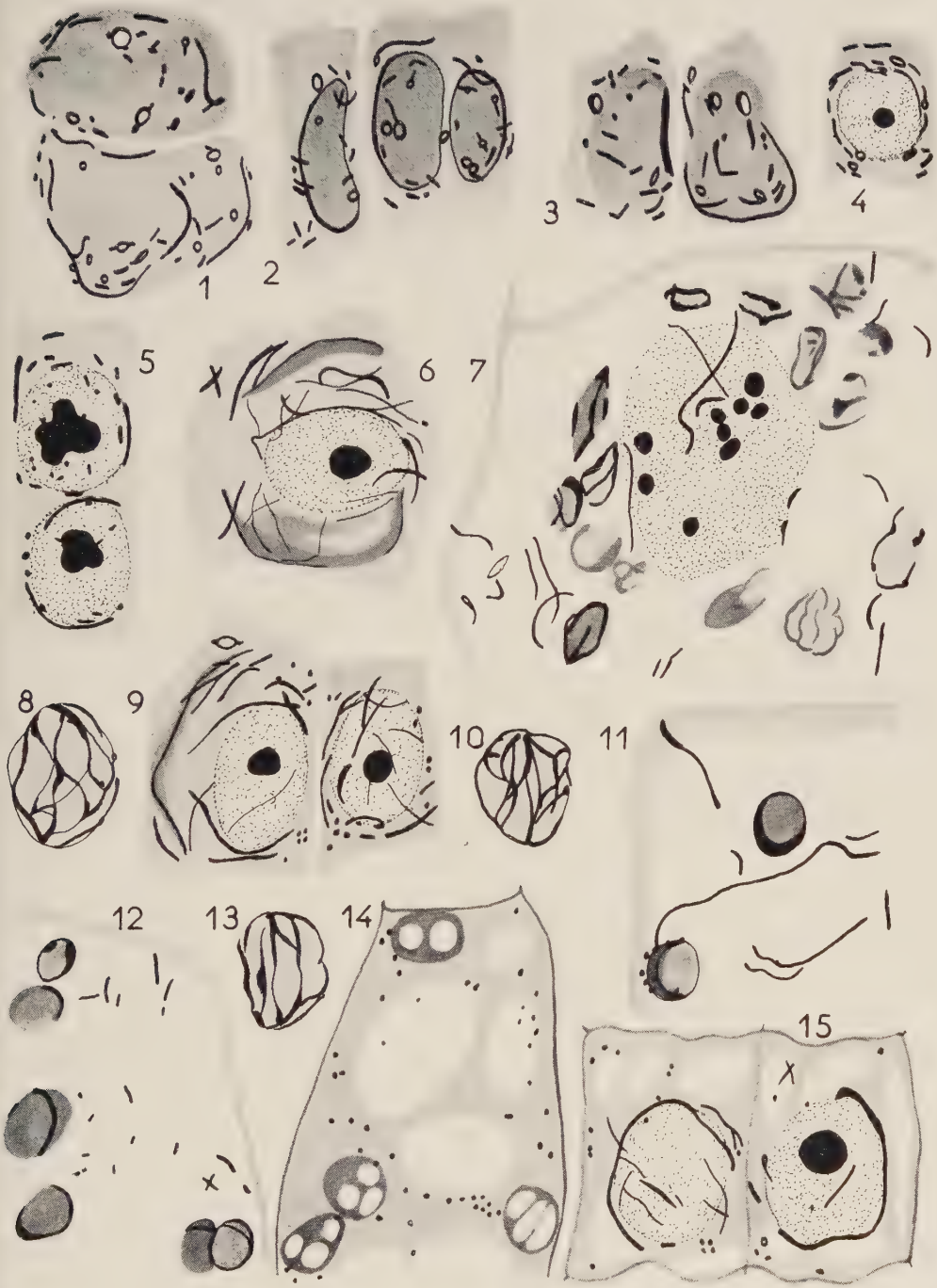

PLANCHE VI

PLANCHE VII

PLANCHE VII

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Cellules de la capsule de *Bryum capillare*.

Fig. 1, 2 et 3. — Cellules sporogènes observées *in vivo* et sans coloration. Les plastes foliacés sont plus ou moins étroitement accolés aux noyaux; les granulations visibles dans le cytoplasme appartiennent vraisemblablement au chondriome.

Fig. 4 à 12. — Coloration vitale du vacuome par le rouge neutre; vacuoles sphériques de taille variée.

Fig. 8 à 11. — Colloïdes vacuolaires expulsés dans le cytoplasme sous forme d'éléments en fuseaux plus ou moins effilés.

Fig. 10 et 11. — Dissolution des éléments vacuolaires fusiformes à l'intérieur des grandes vacuoles centrales.

Fig. 12. — Trois stades évolutifs d'un même élément vacuolaire au cours de la dissolution des colloïdes dans une grande vacuole.

Fig. 13. — Portion d'une cellule de la columelle de la capsule (fixation Regaud, coloration hématox.). Mitochondries de taille variée.

Fig. 14. — Filaments mitochondriaux observés *in vivo*, appartenant à une cellule analogue à celle de la fig. 13.

Fig. 15. — Cellule sporogène d'une capsule jeune, observée *in vivo*. Présence de *grana* à la surface des plastes foliacés.

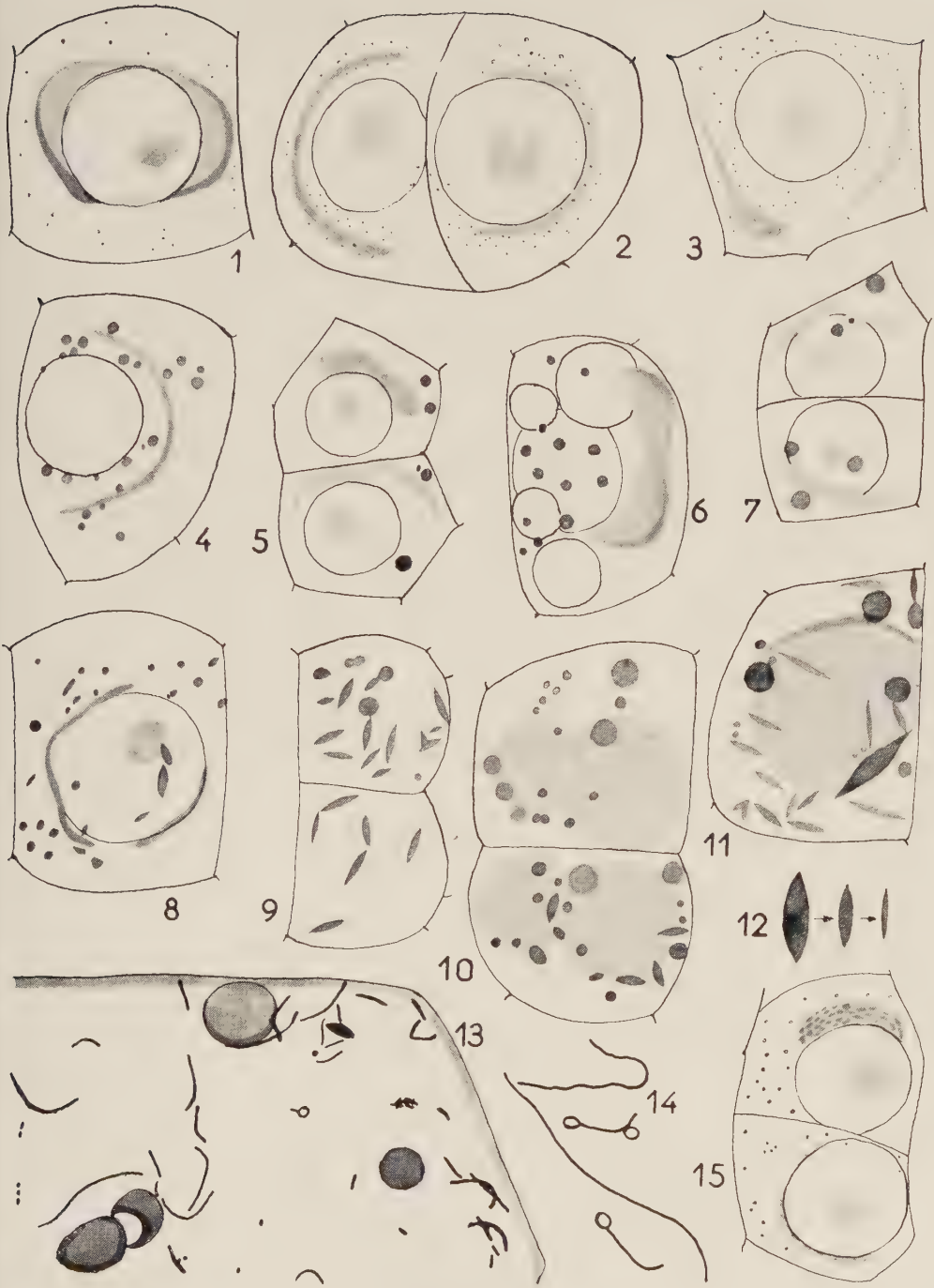

PLANCHE VII

PLANCHE VIII

PLANCHE VIII

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Fig. 1 à 8. — Cellules sporogènes de *Homalothecium sericeum*.

Fig. 9 à 20. — Cellules sporogènes de *Pseudoscleropodium purum*.

Fig. 1 à 6. — Cellules sporogènes (fixation Regaud, coloration hématox.).

Fig. 1. — Cellules venant de se diviser. Chondriome très divisé. Remarquer certains alignements de mitochondries granuleuses.

Fig. 2. — Plaste foliacé en voie de division. Chondriocontes porteurs de vésicules incolores.

Fig. 3. — Cellule sporogène après la bipartition du plaste. Filaments mitochondriaux allongés.

Fig. 4. — Cellules sporogènes dans lesquelles on ne peut distinguer les plastes foliacés.

Fig. 5. — Cellules sporogènes en voie de bipartition (fins d'anaphase). Alignements de mitochondries suivant les fibres du fuseau achromatique.

Fig. 6. — Cellule sporogène peu avant la méiose. Plaste foliacé vu de face. Chondriome extrêmement divisé disposé autour du plaste.

Fig. 7 et 8. — Deux cellules-mères de tétraspores avant la méiose. Fixation liquide de Benda-Meves, examen sans coloration. Granulations osmiophiles groupées suivant les pôles d'un tétraèdre.

Fig. 9, 10, 11 et 14. — Cellules sporogènes *P. purum* (fixation Regaud, coloration hématox.)

Fig. 12 et 13. — Cellules-mères de tétraspores observées *in vivo*. Plastes foliacés avec granulations réfringentes.

Fig. 15 et 20. — Cellules-mères de tétraspores au même stade (fixation Benda-Meves, examen sans coloration). Plastes foliacés avec granulations osmiophiles tassées autour d'eux.

Fig. 16. — Jeune tétraspore traitée à l'eau iodée. Amidon des plastes coloré en noir par l'iode.

Fig. 17 et 18. — Différents aspects de la division des plastes au moment de la méiose.

Fig. 19. — Deux jeunes tétraspores fixées au liquide de Benda-Meves, examinées sans coloration. Granulations lipidiques osmiophiles.

PLANCHE VIII

PLANCHE IX

PLANCHE IX

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Cellules de la capsule de *Homalothecium sericeum*

Fig. 1 à 8. — Coloration vitale du vacuome des cellules sporogènes par le rouge neutre en solution aqueuse. Eléments vacuolaires colorés en noir sur le dessin. Plastes foliacés colorés en gris sur les fig. 1, 3 et 4. Les grandes vacuoles des deux cellules nourricières représentées sur la fig. 7 sont colorées en gris.

Fig. 9, 10 et 14. — Cellules-mères de tétraspores observées *in vivo* avant la méiose. Agglomération des granulations réfringentes autour des plastes.

Fig. 11, 12 et 16. — Début de gonflement des vacuoles par suite de l'observation trop prolongée de différentes cellules sporogènes.

Fig. 13. — Cellule sporogène appartenant à une capsule très jeune (fixation Regaud, coloration hématox.). Plastes accolés au noyau; chondriome très divisé.

Fig. 15. — Cellule sporogène avant la méiose (fixation Regaud, coloration hématox.). Chondriome granuleux.

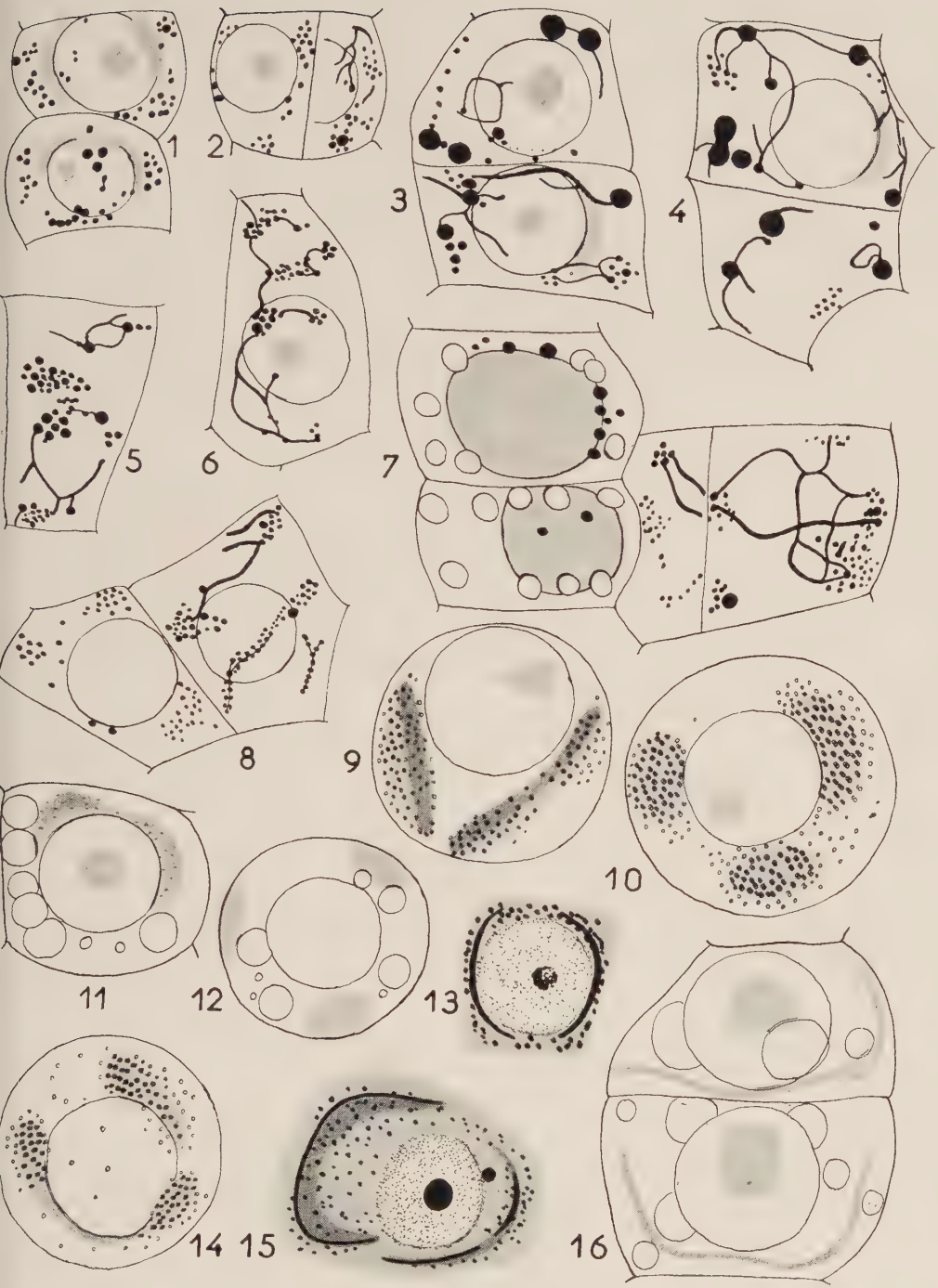

PLANCHE IX

PLANCHE X

PLANCHE X

(Grossissement : × 2.100 environ.)

Fig. 1 à 13. Cellules de la capsule de *Mnium undulatum*.

Fig. 1 à 4. Cellules sporogènes observées *in vivo*. Plastes foliacés avec inclusions amylacées. Granulations réfringentes intracytoplasmiques.

Fig. 2. Cellules sporogènes observées dans une solution de rouge neutre. Au voisinage des plastes, grains vacuolaires colorés en rouge (représentés sur la fig. en gris), mêlés aux granulations réfringentes.

Fig. 5. Spore mûre traitée à l'eau iodée. Amidon des plastes coloré en noir.

Fig. 6. Une cellule sporogène fixée (Regaud) et colorée à l'eau iodée. Plastes foliacés observés de face, avec inclusions amylacées colorées en brun-rouge foncé par l'iode.

Fig. 7. Jeune tétraspore fixée (Regaud) et colorée à l'eau iodée; quatre plastes amylifères avec amidon en couronne.

Fig. 8 et 10. Deux plastes appartenant à une cellule de parenchyme de la capsule. *Stroma* plastidaire mince enveloppant de volumineuses inclusions d'amidon.

Fig. 9. Spore *in vivo*. Nombreux chloroplastes et granulations réfringentes.

Fig. 11. Cellules sporogènes après fixation Regaud et coloration hématox. Plastes foliacés avec amidon incolore. Chondriome granuleux.

Fig. 12. Une cellule nourricière observée *in vivo*. La région où le cytoplasme est abondant, et dans laquelle le noyau et les plastes sont groupés, est située au contact de la zone sporogène.

Fig. 13. Cellules sporogènes fixées (Regaud) et colorées (hématox.). La différenciation de la coloration a été peu poussée afin de montrer les grains vacuolaires fortement colorés en noir. Amidon incolore.

Fig. 14. Une cellule du parenchyme de la capsule de *Mnium rostratum*, fixée au liquide de Benda-Meves et colorée (hématox.); granulations osmiophiles colorées en noir.

PLANCHE X

PLANCHE XI

PLANCHE XI

(Grossissement : × 2.100 environ.)

Fig. 1 à 11. — Sporogénèse de *Sphagnum cymbifolium*.

Fig. 1. — Cellule-mère de tétraspores avant la méiose (fixation Regaud, coloration à l'eau iodée). Chaque plaste possède une ou plusieurs inclusions d'amidon.

Fig. 2. — Cellules sporogènes fixées au liquide de Benda-Meves et examinées sans coloration. Plastes foliacés en calotte, granulations osmiophiles noires.

Fig. 3. — Tétraspores immédiatement après la fin de la méiose (fixation Regaud, coloration hématox.). Un seul plaste à *stroma* alvéolaire dans chaque tétraspore. Chondriome granuleux.

Fig. 4. — Cellule sporogène d'une jeune capsule fixée au liquide de Benda-Meves et examinée sans coloration. Granulations osmiophiles noires.

Fig. 5 et 6. — Deux des quatre plastes d'une cellule-mère de tétraspores pendant la méiose (fixation Regaud, coloration à l'eau iodée). L'amidon (en noir) persiste sur ces plastes pendant la méiose.

Fig. 7. — Cellule sporogène d'une capsule âgée (fixation Benda-Meves, examen sans coloration). Abondantes formations lipidiques osmiophiles.

Fig. 8, 10 et 11. — Plastes foliacés appartenant à des cellules sporogènes en cours de multiplication intense (fixation Regaud, coloration par l'eau iodée). Grains d'amidon en noir.

Fig. 9. — Un plaste identique aux précédents (fixation Regaud, coloration hématox.). Grains d'amidon incolores.

Fig. 12 et 16. — Cellules sporogènes de *Mnium rostratum* appartenant à des capsules jeune (fig. 12) et âgée (fig. 16) (fixation Benda-Meves, examen sans coloration). Plastes foliacés et granulations osmiophiles plus ou moins abondantes.

Fig. 13. — Jeune tétraspore de *Sphagnum* immédiatement après la méiose examinée *in vivo*. Nombreuses gouttelettes lipidiques.

Fig. 14. — Spores de *Sphagnum* mûre au moment de la déhiscence de la capsule, examinée *in vivo*. Au centre, énorme globule lipidique; quelques chloroplastes sont visibles dans le cytoplasme.

Fig. 15. — Cellule sporogène de *Mnium rostratum* (fixation Regaud, coloration à l'eau iodée). Deux plastes foliacés observés de face avec amidon coloré en brun-rouge foncé.

Fig. 17 et 18. — Cellules sporogènes de *Mnium rostratum* (fixation Regaud, coloration hématox.). Plastes foliacés, chondriome granuleux.

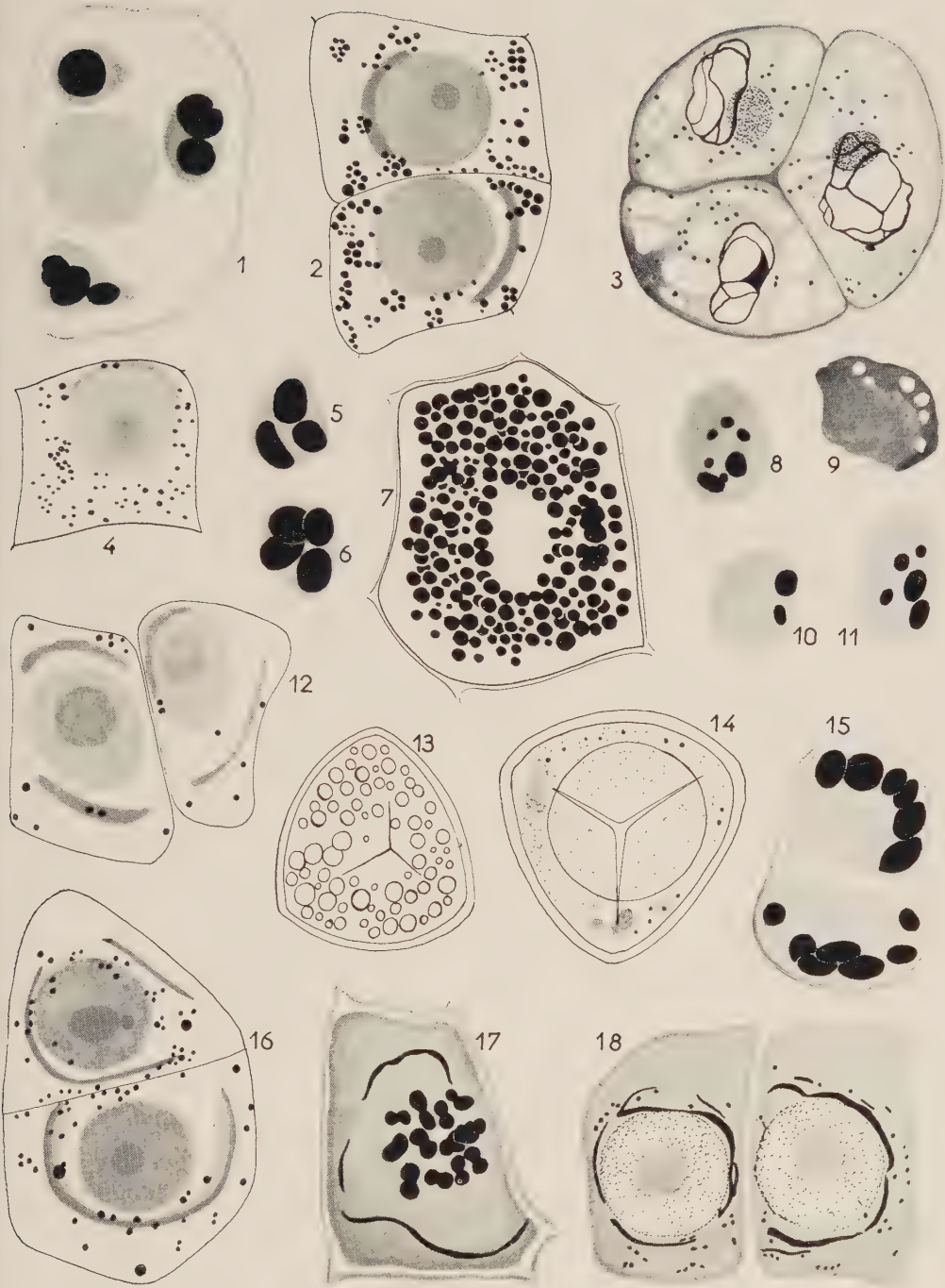

PLANCHE XI

PLANCHE XII

PLANCHE XII

(Grossissement : × 2.100 environ.)

Sporogénèse de *Sphagnum cymbifolium*

Fig. 1 et 2. — Cellules sporogènes observées *in vivo* après coloration vitale par le rouge neutre. Plastes en gris; inclusions vacuolaires en noir.

Fig. 3. — Cellule sporogène d'une capsule jeune observée *in vivo;* quatre chloroplastes; granulations lipidiques réfringentes.

Fig. 4. — Cellule sporogène analogue à la précédente, colorée à l'eau iodée; amidon en noir; granulations lipidiques réfringentes.

Fig. 5 et 6. Deux cellules sporogènes après fixation Regaud et coloration hématox. Plastes foliacés avant et après leur division. Alignements de mitochondries granuleuses parallèlement aux fibres du futur fuseau achromatique.

Fig. 7. - Cellules sporogènes après fixation Nawa. et coloration hématox. Apparition de fibrilles à trajet hélicoïdal à l'emplacement du *stroma* plastidaire. La fig. 17 représente un plaste identique mais isolé.

Fig. 8. - Cellule sporogène avec noyaux en télophase (fixation Regaud, coloration hématox.). Plastes en calotte autour des noyaux; chondriome divisé.

Fig. 9. — Cellule sporogène après fixation Champy; examen sans coloration; plastes foliacés et granulations osmiophiles.

Fig. 10. - Fin de la division d'une cellule sporogène (fixation Bouin-Hollande, coloration hématox.).

Fig. 11 et 12. — Différents aspects de la division des plastes foliacés à l'intérieur de cellules sporogènes (fixation Nawa., coloration hématox.).

Fig. 13. - Plaste isolé de cellule sporogène (fixation Regaud, coloration hématox.). Grains d'amidon incolores.

Fig. 14. — Chondriome granuleux et plastes dans une jeune cellule sporogène (fixation Regaud, coloration hématox.).

Fig. 15, 16 et 19. — Cellules-mères de tétraspores (fixation Nawa., coloration hématox.). Différents aspects de figures méiotiques.

Fig. 18. — Cellules sporogènes en division (fixation Bouin-Hollande, coloration hématox.). Fin d'anaphase.

PLANCHE XII

PLANCHE XIII

PLANCHE XIII

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Fig. 1. — Cellule foliaire de *Funaria hygrometrica* examinée *in vivo;* chloroplastes granuleux et cristallisations octaédriques d'oxalate de calcium.

Fig. 2. — Deux portions de cellules d'une feuille périchétiale de *Sphagnum cymbifolium*. Chloroplastes granuleux et cristallisations losangiques.

Fig. 3. — Cellules du pédicelle d'une anthéridie de *Sphagnum*. Chloroplastes granuleux et cristallisations octaédriques.

Fig. 4. — Sable cristallin et deux petits octaèdres le long d'une membrane cellulaire de la capsule de *Sphagnum*. Montage à l'eau distillée.

Fig. 5. — Cristal octaédrique « en enveloppe de lettre » d'oxalate de calcium situé dans une cellule du parenchyme central d'une capsule de *Sphagnum*.

Fig. 6 et fig. 10 à 12. — Cristallisations appartenant à des cellules du pseudopode de la capsule.

Fig. 7, 8 et 9. — Divers types de cristaux situés dans les cellules du parenchyme central de la capsule.

Fig. 13. — Groupe de cristaux situés dans une cellule du parenchyme central de la capsule.

Fig. 14. — Cristallisations appartenant à deux cellules du pseudopode d'une capsule.

Fig. 15 à 21. — Divers types de cristallisations contenues dans les cellules du parenchyme d'une capsule.

Fig. 22. — Volumineux cristal situé dans une cellule d'une feuille périchétiale de *Sphagnum*.

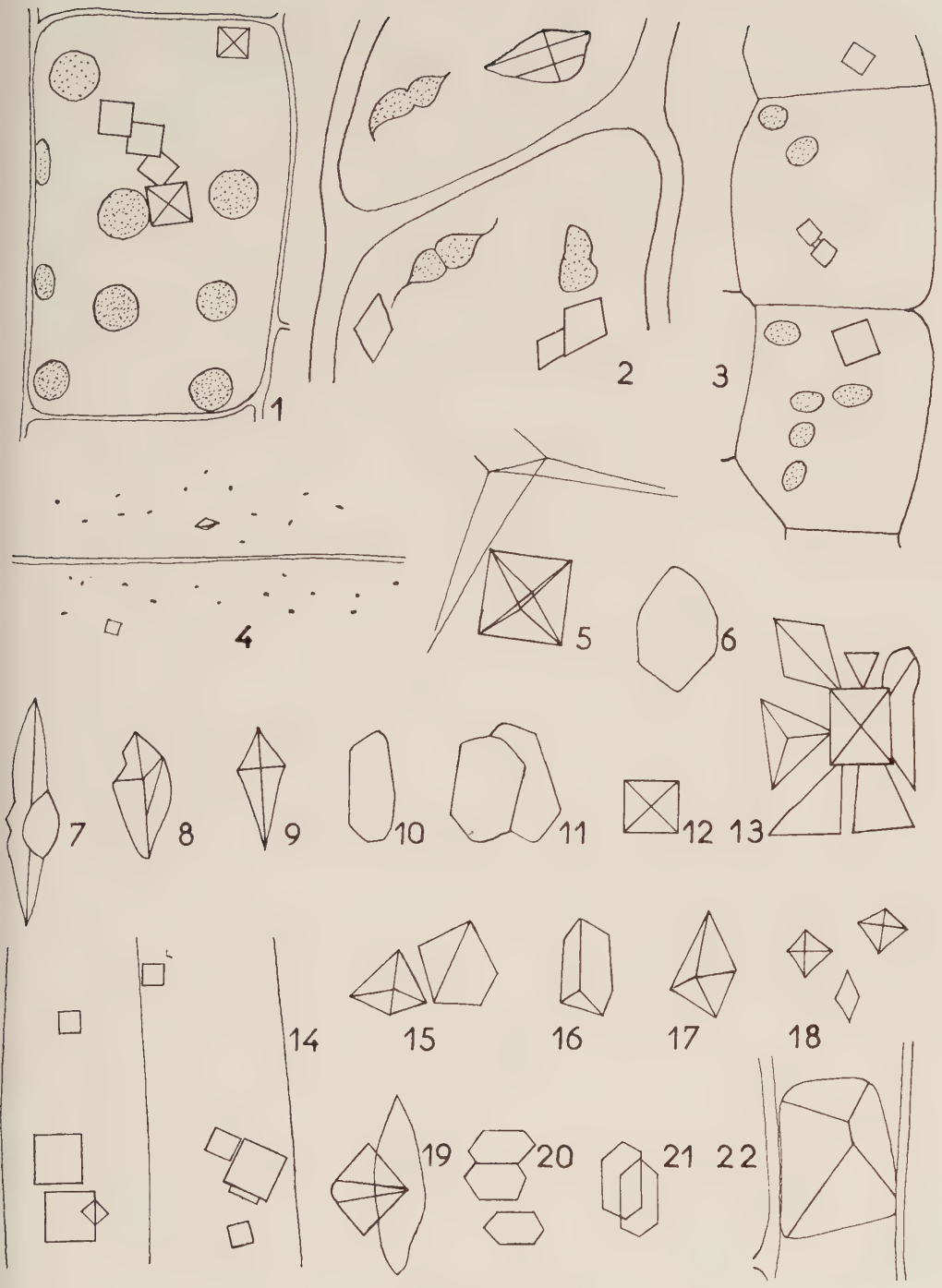

PLANCHE XIII

PLANCHE XIV

PLANCHE XIV

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Anthéridie de *Catharinea undulata*

Fig. 1 et 2. — Cellules spermatogènes d'une jeune anthéridie observée *in vivo*. Noter les plastes foliacés de part et d'autre du noyau.

Fig. 3 et 4. — Spermatides après la dernière mitose (fixation Champy, coloration hématox.). Un seul plaste foliacé par cellule.

Fig. 5 à 18. — Spermatides durant l'extrusion d'un corpuscule de chromatine dans le cytoplasme (fixation Nawa.). Réaction nucléale de Feulgen suivie de coloration vert lumière. Chromatine en noir. Cytoplasme et nucléole en gris.

Fig. 19 et 20. — Spermatides (fixation Champy, coloration hématox.). Remarquer, en dehors du noyau, les deux plastes de taille réduite et les deux cinétosomes.

Fig. 21, 23 et 24. — Spermatides : même technique. Les cellules étant vues en coupe, on aperçoit deux portions du cordon chromatique qui s'allonge à la périphérie du cytoplasme.

Fig. 22 et 25 à 28. — Spermatides (fixation Nawa., coloration hématox.). Les flagelles sont accolées en un cordon chromatique situé à la périphérie du cytoplasme. Remarquer le renflement situé à sa racine.

Fig. 30. — Spermatide : même technique. Remarquer les deux plastes ainsi que le cordon siderophile ceinturant la cellule.

Fig. 29, 31 et 32. — Spermatides observées *in vivo*. Noyau sphérique. Granulations intranucléaires moins réfringentes. Liseré réfringent correspondant aux flagelles accolés. Plastes légèrement chlorophylliens.

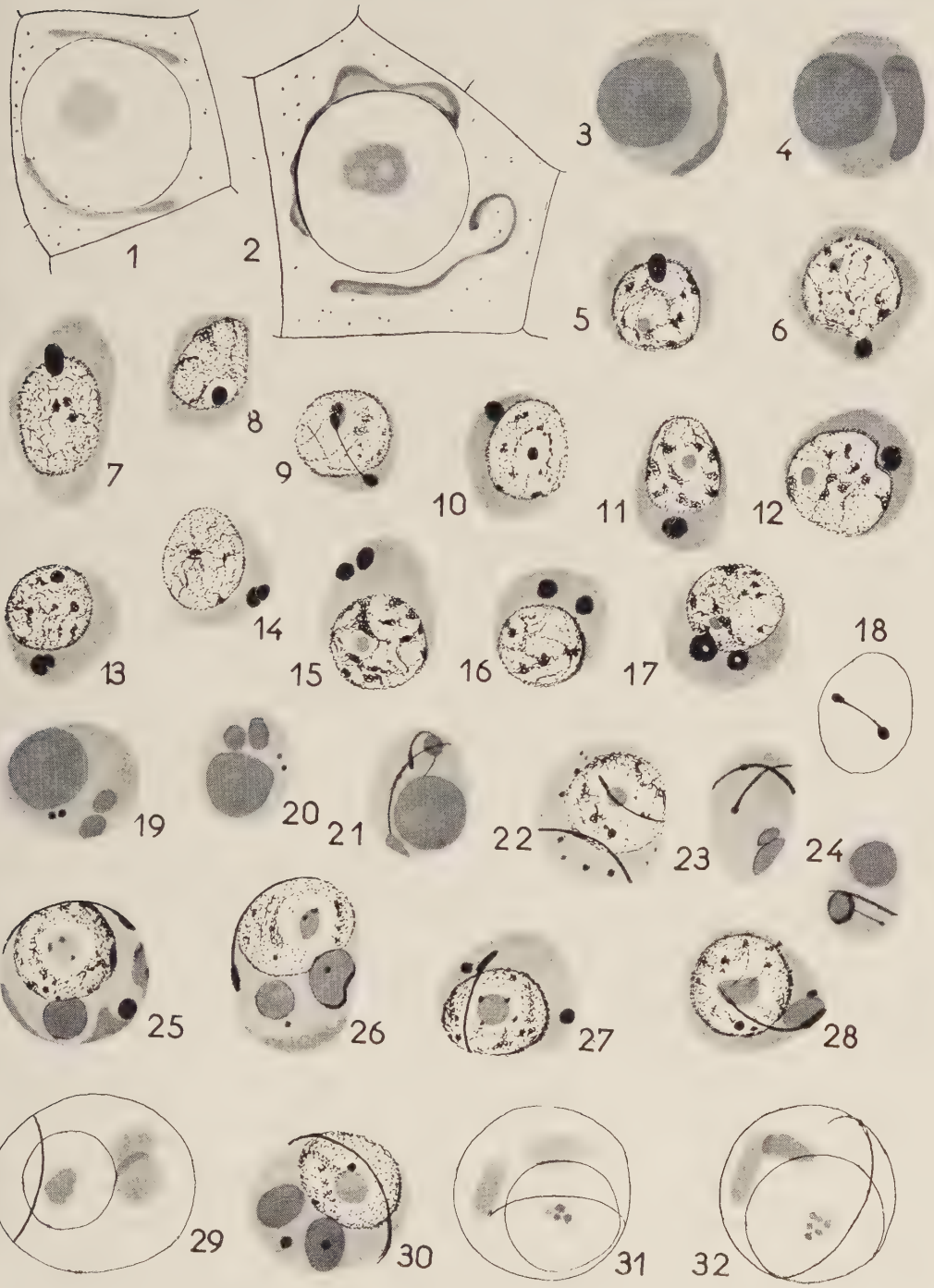
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32

PLANCHE XIV

PLANCHE XV

PLANCHE XV

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Anthéridie de *Catharinea undulata*.

Fig. 1. Spermatide observée *in vivo*. Début d'étirement du noyau. Plaste apical finement granuleux et plaste postérieur plus volumineux.

Fig. 2. Spermatide observée *in vivo*. Remarquer l'accolement des racines flagellaires avec l'un des deux plastes.

Fig. 3 et 5. Spermatides (fixation Champy, coloration hématox.). Dernière bipartition du plaste.

Fig. 4. Noyau de cellule spermatogène (fixation Nawa.). Feulgen vert lumière. Structure granulo-réticulée avec chromocentres plus importants. Nucléole avec inclusion Feulgen positive reliée au réseau de chromatine par une anastomose.

Fig. 9. Spermatide avant la déformation du noyau. Même technique.

Fig. 6, 7 et 8 — Début de l'étirement du noyau. Même technique. Remarquer l'allongement des mailles du réseau chromatinien.

Fig. 10 à 27. Noyaux en forme de croissant. Même technique. Constitution de deux cordons nucléaires chromatiniens.

Fig. 28 à 31. Noyaux ayant achevé leur étirement. Même technique. Entrelacement réciproque des deux cordons chromatiniens.

Fig. 32. Noyau filiforme d'anthérozoïde en voie de maturation. Même technique.

Fig. 33 à 37. Anthérozoïdes en voie de maturation (fixation Champy, coloration hématox.). Corps apical arrondi (fig. 33) puis en fuseau. Plaste postérieur sidérophile. Quelques granulations sidérophiles, dues vraisemblablement à la précipitation de colloïdes vacuolaires.

Fig. 38 et 39. Extrémités apicales d'anthérozoïdes. Même technique. Remarquer les granules sidérophiles.

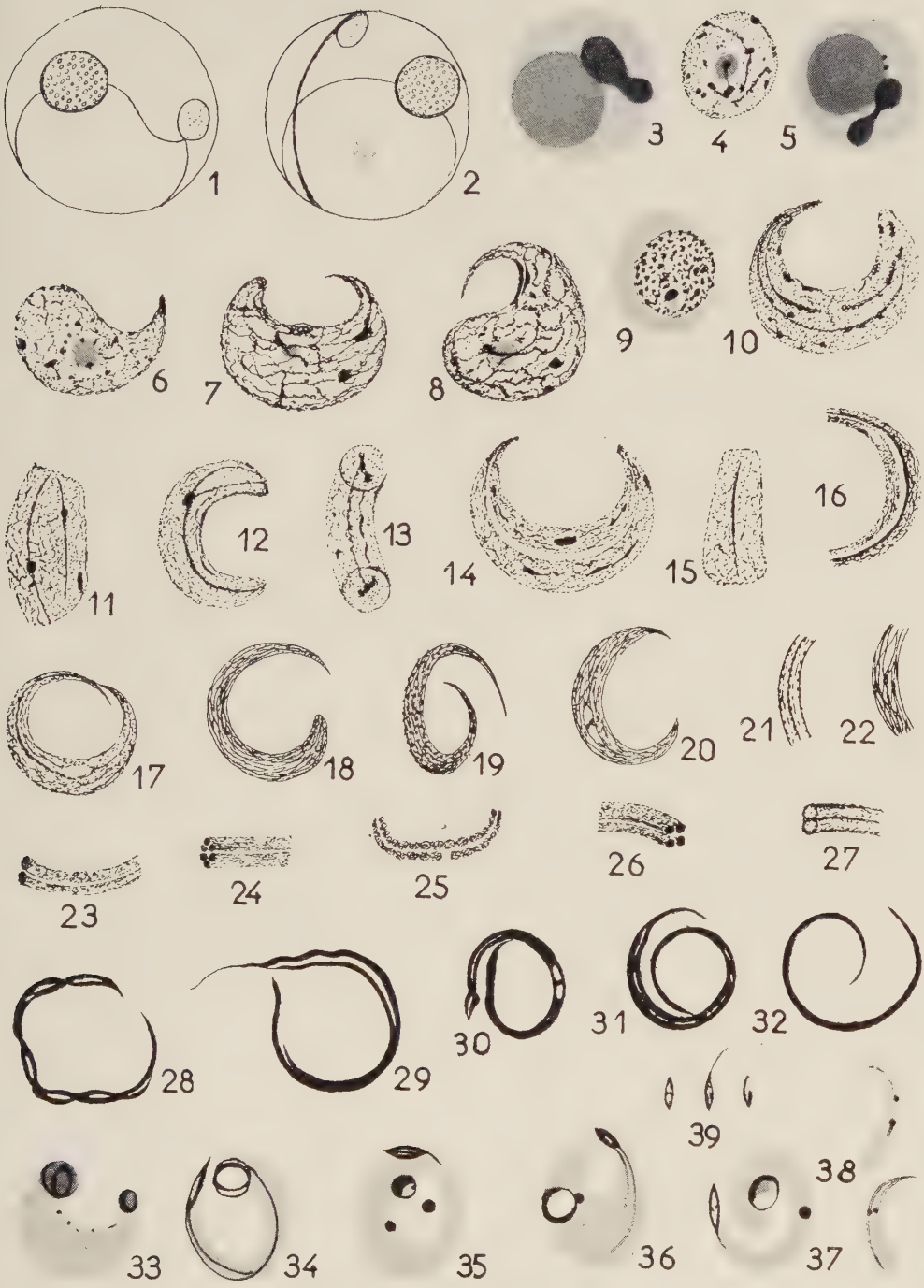
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39

PLANCHE XV

PLANCHE XVI

PLANCHE XVI

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Fig. 1 à 19 : Anthéridie de *Catharinea undulata*.

Fig. 1 et 2. — Anthérozoïdes avant maturité complète, observés dans l'eau iodée. Remarquer le corps apical en massue. Plaste postérieur avec grains d'amidon.

Fig. 3. — Anthérozoïde observé dans l'eau acétique faible. Remarquer le corps apical en forme de capuchon.

Fig. 4 à 8. — Anthérozoïdes observés dans l'eau iodée. Remarquer le corps apical en forme de bec effilé portant dans certains cas un ou deux granules. Plaste postérieur amylifère.

Fig. 9 et 10. — Anthérozoïdes (fixation Nawa., coloration hématox.). Corps apical sidérophile en forme de fuseau à l'extrémité du noyau. Plaste distal dont le *stroma* en calotte est principalement rejeté sur un côté de l'inclusion amylacée.

Fig. 11, 12 et 13. — Spermatide (coloration vitale par le rouge neutre). Canalicules et grains vacuolaires.

Fig. 15. — Spermatide colorée au rouge neutre. Début de confluence des grains vacuolaires.

Fig. 14, 16 à 18. — Spermatides colorées au rouge neutre. Constitution d'une unique vacuole située à côté du plaste amylifère dans la vésicule cytoplasmique. Remarquer dans le noyau des fig. 14 et 16 la présence de deux cordons entrelacés en spirale.

Fig. 19. — Anthérozoïde mûr. Le corps filiforme porte à l'avant deux flagelles et à l'arrière une vésicule cytoplasmique.

Fig. 20 à 27 : Anthéridie de *Funaria hygrometrica*.

Fig. 20 et 21. — Cellules spermatogènes observées *in vivo*. Plaste foliacé autour du noyau.

Fig. 22 à 27. — Cellules spermatogènes (fixation Nawa., coloration hématox.). Différents aspects des plastes foliacés vus de profil.

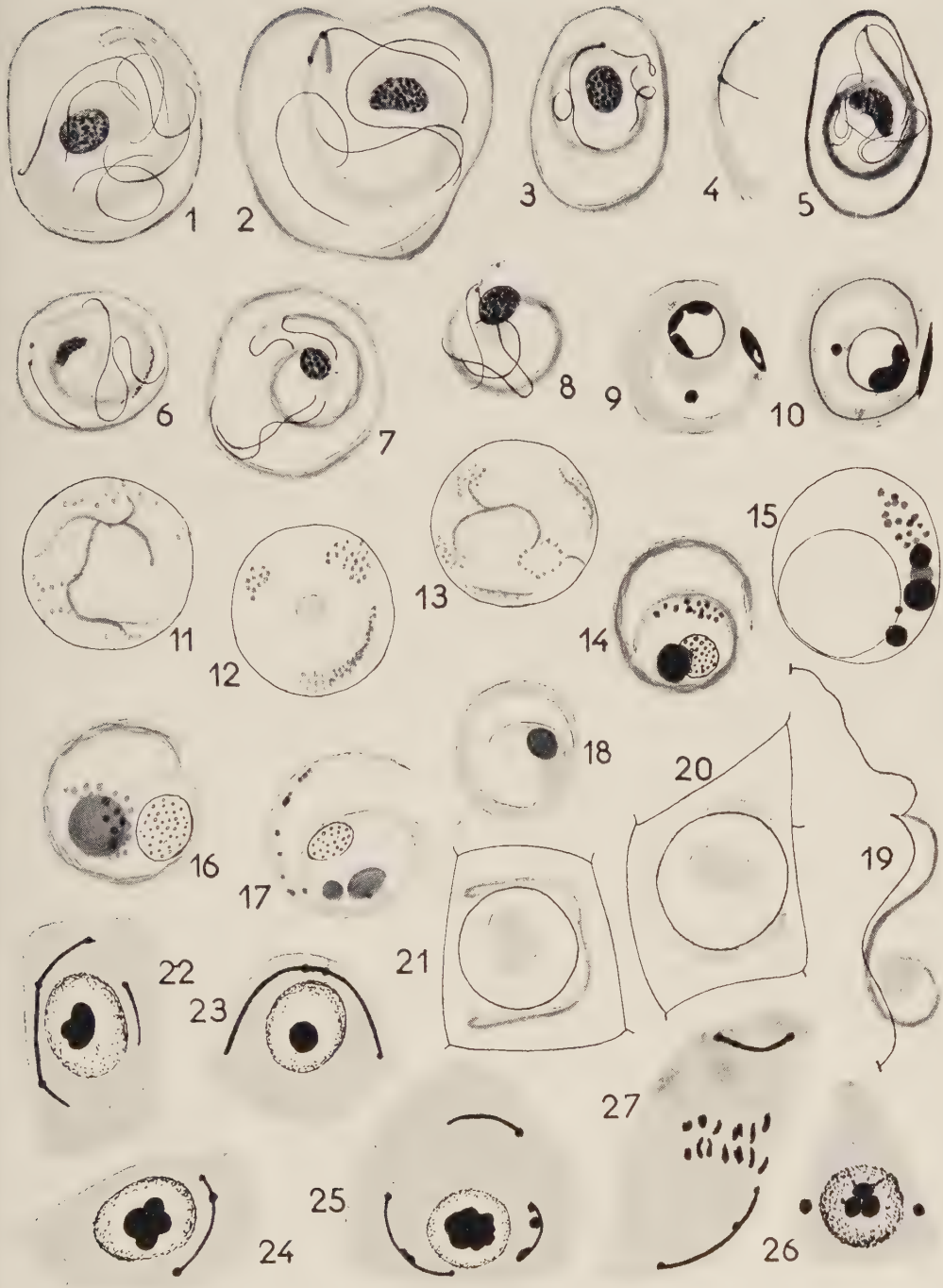

PLANCHE XVI

PLANCHE XVII

PLANCHE XVII

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Anthéridie de *Funaria hygrometrica*.

Fig. 1, 2, 3 et 5. — Spermatides (fixation Nawa., Feulgen vert lumière). Granules de chromatine à la périphérie du noyau (fig. 1 et 5) ou extrus dans le cytoplasme (fig. 2 et 3).

Fig. 4. — Spermatide (fixation Nawa., coloration hématox.). Début de l'ultime division du plaste.

Fig. 6. — Coupe axiale dans une très jeune anthéridie (fixation Nawa., coloration hématox.). Plastes foliacés dans deux cellules spermatogènes.

Fig. 7 à 12. — Spermatides (fixation Nawa., coloration hématox.). Plastes d'aspect mûriforme et cinétosomes punctiformes.

Fig. 13 à 19. — Spermatides (fixation Nawa., coloration hématox.). Le cordon chromatique, constitué des deux flagelles accolés, est situé au pourtour du cytoplasme.

Fig. 20 à 23. — Spermatides (fixation Nawa., coloration hématox.). L'allongement du cordon chromatique est terminé, les flagelles s'écartent l'un de l'autre.

Fig. 24. — Spermatide (fixation Nawa., coloration hématox.). Début de déformation du noyau.

Fig. 25, 26 et 27. — Noyaux en forme de croissant (fixation Nawa., Feulgen vert lumière.

Fig. 28. — Noyau (technique identique) constitué de deux cordons chromatiniens entrelacés.

Fig. 29 à 37. — Spermatides traitées par l'eau iodée. Amidon du plaste postérieur coloré en noir par l'iode.

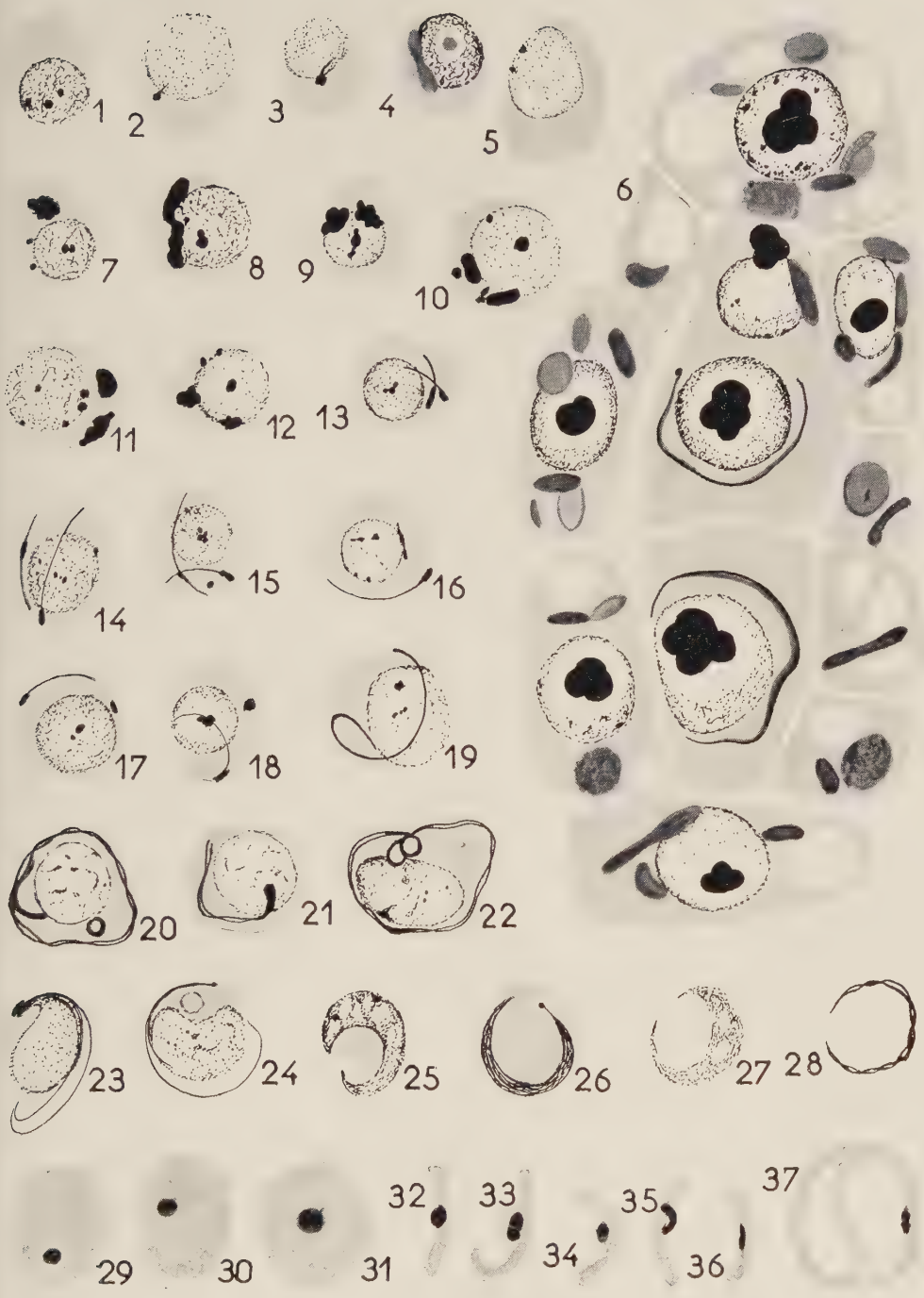

PLANCHE XVII

PLANCHE XVIII

PLANCHE XVIII

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Anthéridie de *Sphagnum cymbifolium*.

Fig. 1 à 3. — Cellules spermatogènes isolées; observées *in vivo*, plastes foliacés autour du noyau.

Fig. 4. — Coupe dans une très jeune anthéridie (fixation Regaud, coloration hématox.). Les trois cellules centrales montrent la différenciation du plastidome qui résulte des premières bipartitions des cellules spermatogènes : la cellule supérieure possède un plastidome dont la constitution est analogue à celle des cellules de l'enveloppe; la cellule moyenne ne possède plus que deux plastes de taille plus considérable; dans la cellule inférieure, on ne trouve plus qu'un seul plaste d'aspect foliacé.

Fig. 5 à 9. — Cellules spermatogènes (fixation Regaud, Feulgen hématox.). Noter, sur la fig. 8, le plaste étiré, mais non encore scindé, alors que la mitose est terminée.

Fig. 10 à 13. — Spermatides (fixation Nawa., coloration hématox.). Division ultime du plaste et apparition des cinétosomes en bordure du noyau (fig. 13).

Fig. 14 et 15. — Spermatides à l'intérieur desquelles le cordon chromatique s'allonge (fixation Nawa., coloration hématox.).

Fig. 16. — Deux cellules spermatogènes (fixation Regaud, coloration hématox.). Plastes foliacés de part et d'autre du noyau; chondriome abondant constitué surtout de grains légèrement allongés.

Fig. 17. — Spermatide à l'intérieur de laquelle les racines flagellaires entrent en contact avec l'un des deux plastes (fixation Nawa., coloration hématox.).

Fig. 18 à 21. — Spermatides montrant l'étirement du noyau à la suite des racines flagellaires et du plaste apical (fixation Nawa., Feulgen hématox.).

PLANCHE XVIII

PLANCHE XIX

PLANCHE XIX

(Grossissement : × 2.700 environ.)

Anthéridie de *Sphagnum cymbifolium*.

Fig. 1. Spermatide avec noyau en forme de croissant (fixation Nawa., coloration hématox.). Plaste apical incolore. Plaste postérieur possédant deux inclusions d'amidon incolores.

Fig. 2 à 7. Quelques stades d'évolution de la structure nucléaire précédant la formation de l'anthérozoïde (fixation Nawa., Feulgen vert lumière).

Fig. 2 et 3. Structure chromonématique du noyau; apparition d'une bande de chromatine longitudinale.

Fig. 4 et 5. Fissuration du noyau en deux cordons chromatiniens.

Fig. 6. Entrelacement suivant deux lignes hélicoïdales des deux cordons nucléaires.

Fig. 7. Etat final du noyau après ces transformations.

Fig. 8, 9 et 10. Grains d'amidon (colorés en noir par l'eau iodée) à l'intérieur du plaste postérieur de l'anthérozoïde.

Fig. 11 Anthérozoïde peu avant maturité observé *in vivo*. Vacuome coloré par le rouge neutre (en noir sur la figure); grains d'amidon incolore.

Fig. 12 à 15. Anthérozoïdes (frottis) (fixation à l'eau formolée, coloration vert lumière, procédé Thomas).

Fig. 16 et 17. Anthérozoïdes fixés et colorés par l'eau iodée. Amidon coloré en noir (amidon diadelphe).

Fig. 18 à 21. Anthérozoïdes fixés aux vapeurs osmiques et colorés au violet de gentiane.

Fig. 22 et 26. Anthérozoïdes observés *in vivo* dans une solution de rouge neutre.

Fig. 23 et 24. Spermatides avant maturation complète observées dans une solution de rouge neutre. Vacuome en noir sur les figures.

Fig. 25. Extrémité antérieure d'un anthérozoïde fixé par les vapeurs d'acide osmique.

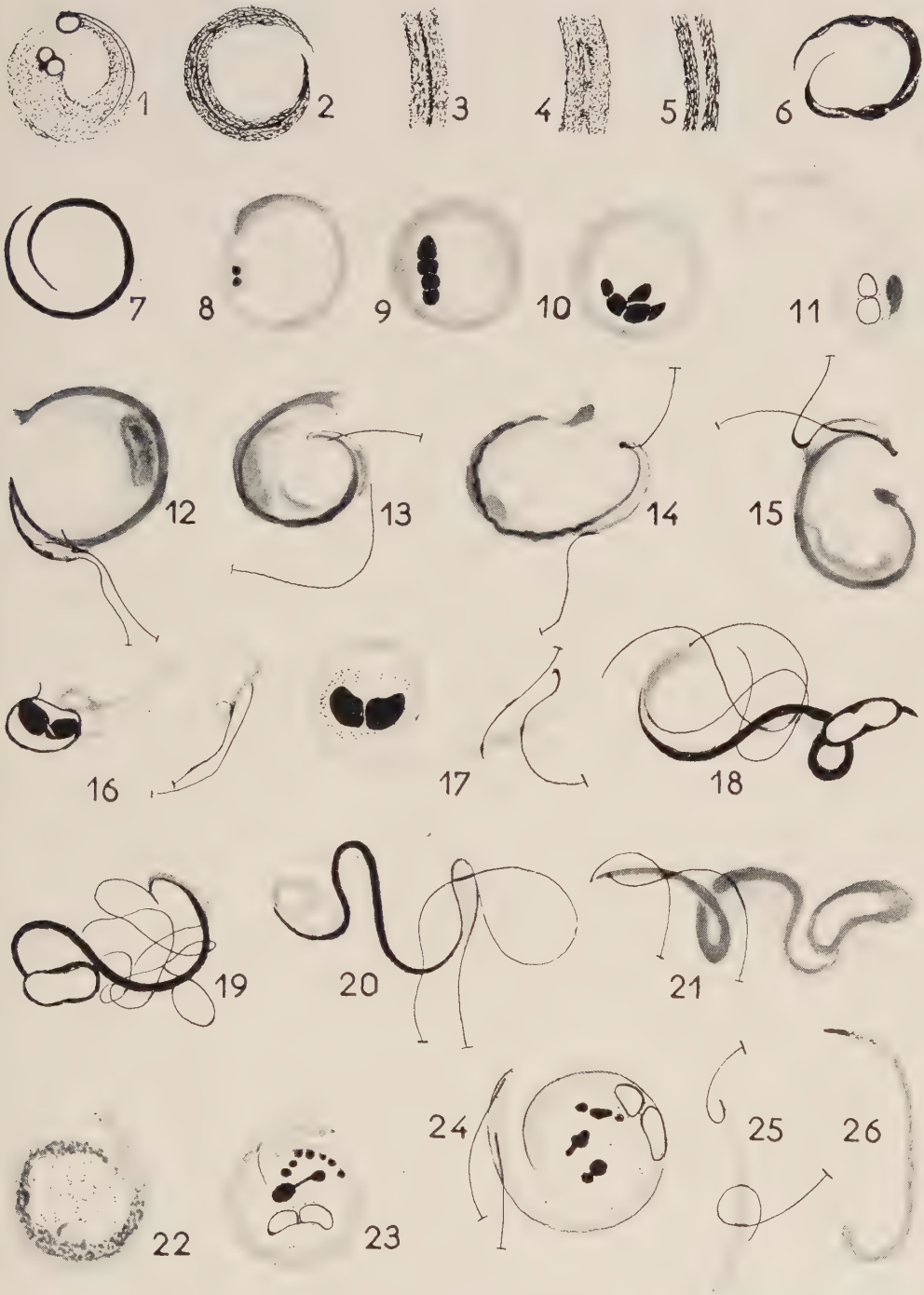

PLANCHE XIX

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ :

DONNÉES ACTUELLES SUR LA TRANSPIRATION DES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS

Vu, bon à imprimer :
Le Président,
P. DANGEARD.

Vu :
Bordeaux, le 22 Octobre 1953,
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
G. BRUS.

Vu et permis d'imprimer :
Bordeaux, le 26 Octobre 1953,
Le Recteur de l'Académie, Président du Conseil de l'Université,
E. DELAGE.